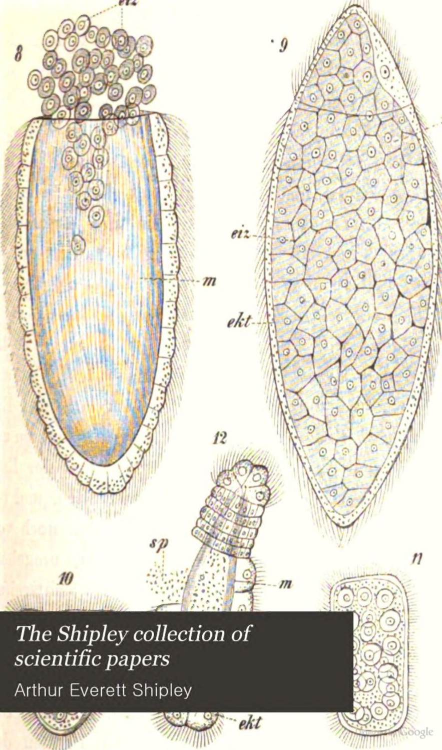
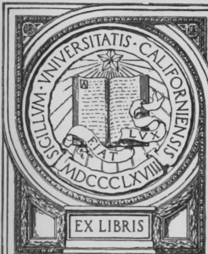


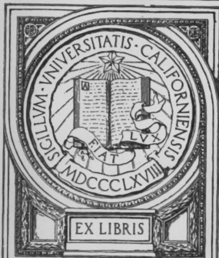
The Shipley collection of scientific papers

Arthur Everett Shipley

Digitized by Google

ALVMNVS BOOK FVND




SIGILLVM · VNIVERSITATIS · CALIFORNIENSIS
FIAT LVX
MDCCCLXVIII
EX LIBRIS

eismann (A.) Ueber die Dauer des Lebens
— Ueber die Vererbung
— Ueber Leben und Tod
— Die Continuität des Keimplasma's
— Die Bedeutung d. sexuellen Fortpflanzung für die
Selektions-Theorie.
— Ueber die Zahl der Richtungskörper.
— Bildung d. Richtungskörper bei thierischen Eiern. 1.
— Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern.
— Weitere Unters. zum Zahlengesetz der Richtungskörper
— Botanische Beweise für eine Vererbung erworbener
Eigenschaften.
— Zur Annahme einer Continuität des Keimplasma's
— Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen.
— Ueber partielle Befruchtung.
— Nachtrag zu D°

A. E. Shipley
Christ's College

Ueber

die Dauer des Lebens.

Ein Vortrag

von

Dr. August Weismann,
Professor in Freiburg i. Br.

Jena.
Verlag von Gustav Fischer.
1882.

Ueber

die Dauer des Lebens.

Ein Vortrag

von

Dr. August Weismann,
Professor in Freiburg i. Br.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1882.

Alumnus book fund

Vorwort.

Der vorliegende Vortrag wurde auf der deutschen Naturforscherversammlung zu Salzburg am 21. September 1881 gehalten, im Wesentlichen so, wie er hier abgedruckt ist. Nur wenige längere Darlegungen sind eingeschoben worden, die beim mündlichen Vortrag der gebotenen Kürze halber hatten wegfallen müssen und die desshalb auch im ersten Abdruck der Rede in den Verhandlungen der 54sten Naturforscherversammlung nicht enthalten sind.

Weitere Einschaltungen wären ohne wesentliche formelle Umgestaltung nicht thunlich gewesen und so habe ich unter Anderm auch darauf verzichtet, einen Zusatz in den Text aufzunehmen, der eigentlich besser dorthin gehörte, als in den „Anhang“, wo er jetzt als *achter* Abschnitt desselben steht. Er füllt eine Lücke aus, die der angedeuteten Rücksicht halber im Text gelassen worden war, indem er versucht, eine Erklärung für den normalen Tod der Gewebe-Zelle zu geben, eine Erklärung, die verlangt werden muss, wenn andrerseits behauptet wird, dass die einzelligen Organismen auf ewige Dauer eingerichtet sind.

Die übrigen Zusätze des „*Anhangs*“ enthalten theils

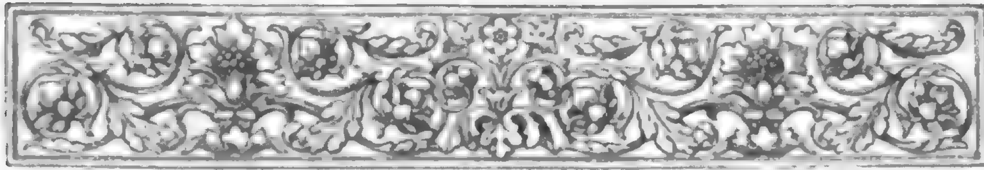
weitere Ausführungen theils Belege der im Text dargelegten Ansichten, vor Allem eine Zusammenstellung der mir bekannten Beobachtungen über die Lebensdauer einiger Thiergruppen. Viele und wohl mit die genauesten Daten verdanke ich der brieflichen Mittheilung hervorragender Special-Forscher. So hatte Herr Dr. Hagen in Cambridge (Amerika) die Freundlichkeit mir seine Erfahrungen über Insekten verschiedner Ordnungen mitzutheilen, Herr W. H. Edwards in West-Virginia und Herr Dr. Speyer in Rhoden die ihrigen über Schmetterlinge. Herr Dr. Adler in Schleswig sandte mir Angaben über die Lebensdauer der Gallwespen, die dadurch noch besondern Werth besitzen, dass sie von sehr genauen Beobachtungen der Lebensverhältnisse begleitet sind und so eine direkte Prüfung der Faktoren zulassen, von denen ich die Lebensdauer hauptsächlich abhängig glaube. Sir John Lubbock in London und Herr Dr. August Forel in Zürich hatten die Güte, mir ihre Beobachtungen über Ameisen mitzutheilen und Herr S. Clessin in Ochsenfurth die seinigen über einheimische Land- und Süsswasser-Mollusken.

Wenn ich diese werthvollen Mittheilungen hier zusammen mit dem, was ich aus der Litteratur über Lebensdauer zusammentragen konnte und dem Wenigen, was ich selbst an Beobachtungen darüber besitze, veröffentliche, so hoffe ich damit die Anregung zu weiteren Beobachtungen auf diesem noch äusserst spärlich bebauten Felde zu geben. Die Ansichten, welche ich in diesem Vortrage entwickelt habe, basiren auf einer verhältnissmässig kleinen Anzahl von Thatsachen, wenigstens

soweit es die Lebensdauer der Arten betrifft. Je mehr sichere Daten hinzukommen, je genauer zugleich mit der Dauer des Lebens auch die Verhältnisse des Lebens festgestellt werden, um so sicherer werden auch unsere Ansichten über die Ursachen begründet werden können, welche die Dauer des Lebens bestimmen.

Neapel, d. 6. December 1881.

Der Verfasser.



Hochgeehrte Versammlung!

Wenn ich mir heute erlauben darf, Ihnen einige Gedanken über die Dauer des Lebens darzulegen, so kann ich kaum besser beginnen als mit einem einfachen, aber inhaltschweren Wort von Johannes Müller. Dasselbe lautet:

> „Die organischen Körper sind vergänglich; indem sich das Leben mit einem Schein von Unsterblichkeit von einem zum andern Individuum erhält, vergehen die Individuen selbst.“

Lassen wir die allgemeine Richtigkeit dieses Satzes einstweilen dahingestellt, so ist doch so viel ausser Zweifel, dass das Leben des Individuums seine natürlichen Grenzen hat, wenigstens bei all den Thieren und Pflanzen, welche der nicht naturforschende Mensch zu beobachten gewohnt ist.

Es ist aber auch weiter ausser Zweifel, dass diese Grenzen sehr verschieden weit gesteckt sind, je nach der Thier- oder Pflanzenart. Der Unterschied ist so augenfällig, dass er auch im Volksmund längst seine Formulirung gefunden hat. Nach Jakob Grimm sagt

ein mittelhochdeutscher Spruch: „Ein Zaun (könig) währt 3 Jahr, ein Hund 3 Zaunalter, ein Ross 3 Hundsalter, ein Mann 3 Rossalter, macht 81 Jahre. Der Esel erreicht 3 Menschenalter, die Schneegans 3 Eselsalter, die Krähe 3 Gänsealter, der Hirsch 3 Krähenalter, die Eiche 3 Hirschesalter."

Danach würde der Hirsch ein Alter von 6000 Jahren, die Eiche ein solches von 20,000 Jahren erreichen; der Spruch beruht also wohl nicht auf einer sehr exakten Beobachtung, aber der allgemeine Sinn desselben, dass die Dauer der Lebewesen eine sehr verschiedene sei, ist richtig.

Da liegt denn die Frage nahe, worauf wohl diese grosse Verschiedenheit beruht, warum den Individuen die süsse Gewohnheit des Daseins in so verschiedenem Maasse zugemessen ist?

Man wird zunächst geneigt sein, darauf zu antworten: auf der körperlichen Verschiedenheit der Arten, auf Bau und Mischung, und in der That laufen alle Erklärungsversuche, welche bisher aufgetaucht sind, auf diese Vorstellung hinaus.

Dennoch genügt diese Erklärung nicht. Allerdings muss in letzter Instanz die Ursache der Lebensdauer im Organismus selbst liegen, da sie sich nicht ausserhalb desselben befinden kann, allein Bau und Mischung, kurz die physiologische Constitution des Körpers, sind nicht die einzigen Momente, welche die Dauer des Lebens bestimmen. Das erkennt man sofort, wenn man versucht, die vorliegenden Thatsachen aus diesen Momenten allein abzuleiten.

Zunächst kommt hier in Betracht: die Körpergrösse. — Die längste Lebensdauer von allen Organismen der Erde besitzen die grossen Bäume. Die Adansonien der Capverdi'schen Inseln sollen 6000 Jahre alt werden. Unter den Thieren sind es auch wiederum die grössten, welche das höchste Alter erreichen, der Walfisch lebt sicherlich einige Jahrhunderte, der Elefant wird 200 Jahre alt und es hält nicht schwer nach abwärts eine Reihe von Thieren aufzuführen, bei welcher die Lebensdauer ungefähr parallel der Körpergrösse abzunehmen scheint. So lebt das Pferd 40 Jahre, die Amsel 18, die Maus 6 Jahre, viele Insekten nur ein Paar Wochen.

Sieht man sich aber etwas genauer um, so findet man, dass dasselbe Alter von 200 Jahren, welches der Elefant erreicht, auch von viel kleineren Thieren, wie Hecht und Karpfen, erreicht wird; 40 Jahre alt wird ausser dem Pferd auch die Kröte und die Katze, und die etwa faustgrosse See-Anemone wird über 50 Jahre alt, wie schliesslich das Schwein und der Flusskrebs dieselbe Lebensdauer von 20 Jahren besitzen, obwohl letzterer nicht den 100sten Theil des Gewichtes vom Schwein erreicht.

Es ist also jedenfalls nicht die Körpergrösse allein, welche das Lebensmaass bestimmt. Dennoch besteht eine Beziehung zwischen beiden; das grosse Thier lebt wirklich schon deshalb, weil es gross ist, länger als ein kleines; es hätte überhaupt gar nicht zu Stande kommen können, wenn ihm nicht eine längere Lebensdauer bewilligt werden konnte.

Niemand wird glauben, dass der Kolossalbau eines

Elefanten in 3 Wochen aufgerichtet werden könnte, wie der einer Maus, oder gar in 1 Tag, wie der einer Fliegenlarve. Die Tragzeit eines Elefanten dauert nicht viel weniger als 2 Jahre und die Jugend desselben etwa 24 Jahre!

Aber auch das erwachsene, grosse Thier braucht mehr Zeit als das kleine, um die Erhaltung der Art zu sichern. Leuckart und später Herbert Spencer haben schon betont, dass die ernährenden Flächen des Thiers mit seiner Grösse nur im Quadrat, die Masse desselben aber im Kubus zunimmt. Daraus folgt, dass, je grösser das Thier ist, um so schwieriger und langsamer kann es einen Ueberschuss von Nahrung über den Verbrauch hinaus assimiliren, um so langsamer kann es sich fortpflanzen.

Wenn aber auch im Allgemeinen gesagt werden kann, dass Wachsthums- und Lebensdauer bei grossen Thieren grösser sind, als bei kleinen, so besteht doch kein festes Verhältniss zwischen beiden und Flourens war im Irrthum, wenn er glaubte, die Lebensdauer betrage stets das Fünffache der Wachsthumsdauer. Beim Menschen mag dies zutreffen, wenn wir seine Wachsthumsdauer auf 20, seine Lebensdauer auf 100 Jahre ansetzen, aber schon bei zahlreichen andern Säugethieren stimmt es nicht. So lebt das Pferd 40, ja 50 Jahre — wenigstens kommt das letztere Alter kaum seltner vor als beim Menschen das Alter von 100 Jahren; mit 4 Jahren aber ist das Pferd erwachsen, seine Lebensdauer beträgt somit das 10—12fache seiner Wachsthumsdauer.

Das zweite, rein physiologische Moment, welches die

Lebensdauer beeinflusst, ist die Raschheit oder Langsamkeit, mit welcher das Leben dahinfliesst, kurz ausgedrückt: das Tempo des Stoffwechsels und der Lebensprocesse.

In diesem Sinne sagt Lotze in seinem Mikrokosmus: „Grosse und rastlose Beweglichkeit reibt die organische Masse auf und die schnellfüssigen Geschlechter der jagdbaren Thiere, der Hunde, selbst die Affen stehen an Lebensdauer sowohl dem Menschen, als den grösseren Raubthieren nach, die durch einzelne kraftvolle Anstrengungen ihre Bedürfnisse befriedigen" — „die Trägheit der Amphibien gestattete dagegen auch den kleineren unter ihnen eine grössere Lebenszähigkeit".

Ganz gewiss ist etwas Richtiges an dieser Bemerkung. Dennoch wäre es ein grosser Irrthum, wollte man glauben, dass Schnelllebigkeit nothwendig auch kürzeres Leben bedinge. Die schnelllebenden Vögel haben trotzdem alle eine relativ sehr lange Lebensdauer, wie nachher noch genauer zu zeigen sein wird, sie erreichen, ja übertreffen darin die trägen Amphibien gleicher Körpergrösse. Man darf sich den Organismus nicht als einen Haufen Brennstoff vorstellen, der um so früher zu Asche zusammensinkt, je kleiner er ist und je rascher er brennt, sondern als ein Feuer, in das immer neue Scheite hineingeworfen werden können, und das so lange unterhalten wird, als es eben nöthig ist, mag es nun schnell oder langsam brennen.

Nicht dadurch, dass der Körper rascher verzehrt wird, kann Schnelllebigkeit unter Umständen auch kürzeres Leben im Gefolge haben, sondern dadurch, dass

der schnellere Ablauf der Lebensprocesse auch die Lebensziele, die Reife, die Fortpflanzung rascher erreichen lassen, dadurch dass der Organismus rascher seinen Zweck erfüllt.

Wenn ich von Zwecken rede, so meine ich es nur bildlich und stelle mir keineswegs die Natur bewusst arbeitend vor. Aber es ist eine kurze und bequeme Ausdrucksweise, bei der man ja durchaus nicht zu vergessen braucht, dass die scheinbaren Zwecke in Wahrheit oder wenigstens doch in erster Linie nur nothwendig und unbewusste Wirkungen der vorhandenen Naturkräfte sind. Wir können der figürlichen Redewendungen nicht entbehren, wenn wir nicht geschmacklos ins Breite gehen wollen, und so bitte ich im Voraus, mir diese und ähnliche Licenzen noch öfters gestatten zu wollen.

Wenn ich vorhin die Lebensdauer in eine gewisse Beziehung zur Körpergrösse setzte, so hätte ich gleich noch ein Moment hinzufügen können, welches in ähnlicher Weise wirkt, nämlich die Complikation des Baues. Zwei Wesen von gleicher Körpergrösse erfordern doch eine ungleiche Zeit zu ihrer Herstellung, wenn sie von ungleicher Organisationshöhe sind. Es gibt niederste Thiere, Wurzelfüsser, welche einen Durchmesser von $^1/_2$ Mm. erreichen, also grösser sind, als viele Insekteneier. Dennoch theilt sich eine Amöbe unter günstigen Umständen innerhalb 10 Minuten in 2 Thiere, während kein Insektenei sich unter 24 Stunden zum jungen Thier gestaltet. Die grosse Menge von Zellen, die hier

aus der einen Eizelle hervorgehen muss, erfordert zu ihrer Bildung mehr Zeit.

So sehen wir, dass in der That die eigene Constitution des Thieres seine Lebensdauer mit bestimmen hilft, wenigstens nach der einen Seite hin, nach abwärts, indem sie das Minimum von Dauer festsetzt, unter welches nicht herabgegangen werden kann, soll das Thier überhaupt in reifem Zustand zu Stande kommen. Damit ist aber nur ein Theil der Lebensdauer gegeben, denn als diese haben wir das Maximum von Zeit zu betrachten, während der ein Thierkörper ausdauern kann.

Nun hat man allerdings bisher immer angenommen, dass eben dieses Maximum auch ausschliesslich von der Constitution des Thiers bestimmt würde, allein dies ist ein Irrthum. Die Stärke der Feder, welche die Lebensuhr treibt, hängt keineswegs blos von der Grösse der Uhr ab, oder dem Material, aus welchem sie gemacht ist — oder um aus dem Bilde zu kommen: die Lebensdauer wird nicht allein durch die Grösse des Thieres, die Complicirtheit seines Baues und die Raschheit seines Stoffwechsels bestimmt. Einer solchen Auffassung stellen sich Thatsachen ganz bestimmt und entscheidend entgegen.

Wie wollten wir es von diesem Standpunkte aus erklären, dass die Weibchen und Arbeiterinnen der Ameisen mehrere Jahre leben, während die Männchen kaum ein Paar Wochen ausdauern? Beide Geschlechter unterscheiden sich weder durch Körpergrösse irgend erheblich, noch durch Complikation des Baues, noch durch das Tempo des Stoffwechsels, sie sind

nach allen diesen drei Richtungen als identisch anzusehen und dennoch solch ein Unterschied in der normalen Dauer des Lebens!

Ich werde später wieder auf diesen und ähnliche Fälle zurückkommen, für jetzt scheint mir damit jedenfalls soviel bewiesen, dass die physiologischen Verhältnisse sicherlich nicht die einzigen Regulatoren der Lebensdauer sein können, dass sie allein es nicht sind, welche die Stärke der Feder der Lebensuhr bestimmen, dass vielmehr in Uhren von nahezu gleicher Beschaffenheit Federn verschiedner Stärke eingesetzt werden können.

Das Gleichniss hinkt, indem im Organismus keine besondere Kraft angenommen werden kann, die die Dauer desselben bestimmt, aber es trifft zu, indem es anschaulich macht, dass die Lebensdauer vorwiegend durch etwas von aussen Kommendes dem Organismus aufgezwungen wird. *Die äussern Bedingungen des Lebens sind es, welche dem Organismus gewissermaassen die Feder einsetzen, die seine Dauer bestimmt, oder besser, die ihn selbst zu einer Feder von bestimmter Stärke machen, welche nach bestimmter Zeit ihre Spannkraft verliert.*

Um es kurz zu sagen, so scheint es mir nicht zweifelhaft, dass die *Lebensdauer wesentlich auf Anpassung an die äussern Lebensverhältnisse beruht*, dass sie *normirt*, d. h. verlängert oder verkürzt werden kann, je nach dem Bedürfniss der betreffenden Art, dass sie genau durch denselben mechanischen Regulationsprocess geregelt wird, durch den auch der

Bau und die Funktionen des Organismus seinen Lebensbedingungen angepasst werden.

Nehmen wir einmal an, es sei so und fragen wir, wie müsste sich die Lebensdauer der Thiere dann gestalten?

Zunächst wäre vorauszuschicken, dass bei der Regulirung der Lebensdauer lediglich das Interesse der Art in Betracht käme, nicht etwa das des Individuums. Das ist für Jeden selbstverständlich, der überhaupt einmal den Selectionsprocess durchgedacht hat und ich brauche mich dabei nicht aufzuhalten. Es ist für die Art an und für sich gleichgültig, ob das Individuum länger oder kürzer lebt, für sie kommt es nur darauf an, dass die Leistungen des Individuums für die Erhaltung der Art ihr gesichert werden. Diese Leistungen bestehen in der Fortpflanzung, in der Hervorbringung eines für den Bestand der Art genügenden Ersatzes der durch Tod abgehenden Individuen. Sobald das Individuum seinen Beitrag zu diesem Ersatz geleistet hat, hört es auf, für die Art Werth zu haben, es kann zur Ruhe gehen, es hat seine Pflicht erfüllt. Nur dann behält es noch länger Interesse für die Art, wenn Brutpflege hinzukommt, wenn die Aeltern ihre Sprösslinge nicht blos einfach in die Welt setzen, sondern auch noch eine Zeit lang für sie sorgen, sei es, dass sie dieselben nur beschützen, sei es, dass sie sie zugleich auch ernähren, oder schliesslich sie noch in höherer Weise zum selbstständigen Leben heranziehen, indem sie sie unterrichten. Letzteres kommt nicht blos beim Menschen vor, sondern — wenn

auch in viel geringerem Grad bei Thieren; die Vögel lehren ihren Jungen das Fliegen.

Wir werden also erwarten müssen, dass im Allgemeinen das Leben die Fortpflanzungszeit nicht erheblich überdauere, es sei denn, dass die betreffende Art Brutpflege ausübe.

So finden wir es auch in der That. Alle Säugethiere, alle Vögel überleben ihre Fortpflanzungszeit, auf der andern Seite hört bei allen Insekten das Leben mit der Fortpflanzung auf, mit einziger Ausnahme der Arten mit Brutpflege und auch bei niedern Thieren ist dies der Fall, soweit wir urtheilen können.

Damit ist indessen noch nicht die Lebensdauer selbst gegeben, sondern nur ihr relativer Endpunkt. Die Dauer selbst wird einmal davon abhängen, wie lange das Thier zur Reife braucht, also von der Länge der Jugendzeit und zweitens von der Dauer der Reifezeit, d. h. davon, wie lange Zeit das Individuum braucht, um die für die Erhaltung der Art nöthige Anzahl von Nachkommen zu liefern. Grade dieser Punkt wird nun aber sehr wesentlich mitbestimmt durch die äussern Lebensbedingungen.

Es gibt keine Thierart, die nicht der Zerstörung durch Zufälligkeiten ausgesetzt wäre, durch Hunger oder Kälte, durch Dürre oder Nässe, oder schliesslich durch Feinde, sei es dass sie als förmliche Raubthiere, sei es dass sie als Schmarotzer, oder als epidemische Krankheiten auftreten. Wir wissen ja auch, dass diese zufälligen Todesursachen nur scheinbar, und jedenfalls nur in Bezug auf das einzelne

Individuum wirklich zufällige sind, dass sie aber in Wahrheit mit der grössten Regelmässigkeit viel zahlreichere Individuen zerstören, als durch den natürlichen Tod zu Grunde gehen. Sind ja doch Tausende von Arten in ihrer Existenz auf die Zerstörung andrer Arten angewiesen, kann man doch z. B. die Myriaden kleiner Kruster, welche unsre Seeen bevölkern, gradezu als Fischnahrung bezeichnen.

Es lässt sich nun leicht einsehen, dass das einzelne Individuum um so mehr — ceteris paribus — dieser Zerstörung durch Accidentien ausgesetzt ist, je länger die Zeit seines natürlichen Lebens dauert. Je länger also das Individuum braucht, um die für den Bestand der Art erforderliche Nachkommenzahl zu produciren, um so zahlreichere Individuen werden durch Accidenz sterben, ehe sie ihre Pflicht gegen die Art ganz erfüllt haben. Es folgt daraus einmal, dass die Zahl der von dem einzelnen Individuum zu leistenden Nachkommen um so grösser sein muss, je länger seine Fortpflanzungszeit ist; es folgt aber weiter noch der auf den ersten Blick überraschende Satz, dass die Tendenz der Natur nicht etwa darauf ausgeht, den Individuen im reifen Zustand ein möglichst langes Leben zu sichern, sondern im Gegentheil dahin, die Fortpflanzungs- und damit also auch die Lebensdauer so kurz zu normiren, als nur immer möglich. Doch bezieht sich dies nur auf Thiere, nicht auf Pflanzen.

Dies klingt sehr paradox, aber die Thatsachen erweisen es als richtig. Zunächst scheinen allerdings die

zahlreichen Fälle einer bedeutend langen Lebensdauer dieses Resultat der Deduktion zu widerlegen, der Widerspruch löst sich aber bei näherem Zusehen.

So besitzen die Vögel im Allgemeinen eine auffallend lange Lebensdauer. Selbst die kleinsten einheimischen Sänger leben 10 Jahre lang, Nachtigall und Amsel 12—18 Jahre, ein Eiderganspaar wurde 20 Jahre lang auf demselben Nistplatz beobachtet und man glaubt, dass diese Vögel gegen 100 Jahre alt werden können; ein Kukuk, der an einem etwas fehlerhaften Ruf kenntlich war, wurde 32 Jahre nacheinander in demselben Waldbezirk gehört. Sumpf- und Raubvögel werden noch viel älter, sie sehen zum Theil die Geschlechter der Menschen kommen und gehen. So erzählt Schinz von einem Lämmergeyer, den man oft auf einem Felsblock mitten im Eismeer bei Grindelwald sitzen sah und den die ältesten Männer von Grindelwald in ihrer Jugend schon auf der nämlichen Stelle bemerkt hatten. Ein weissköpfiger Geyer der Schönbrunner Menagerie hielt sich 118 Jahre lang in Gefangenschaft und von Adlern und Falken hat man mehrfache Beispiele, dass sie weit über 100 Jahre alt werden. Wer kennt endlich nicht A. von Humboldt's Aturen-Papagey, von dem die Indianer sagten, man verstehe ihn nicht, weil er die Sprache des untergegangenen Aturen-Stammes spreche?

Es fragt sich nun: Inwiefern kann diese uns lang erscheinende Lebensdauer dennoch als die kürzeste aufgefasst werden, welche möglich war, als das mögliche Minimum?

Mir scheint, dass hier hauptsächlich 2 Momente in Betracht kommen, einmal der Umstand, dass die Brut der Vögel einer grossen Zerstörung ausgesetzt ist und zweitens, dass ihr auf den Flug berechneter Körper eine grosse Fruchtbarkeit ausschliesst.

Viele Vögel legen nur 1 Ei, wie die Sturmvögel, Taucher, Lummen und andre Seevögel und brüten, wie überhaupt die meisten Vögel, nur 1 Mal im Jahr; andre legen 2 Eier, wie viele Raubvögel, Tauben, Kolibri's; nur schlechte Flieger, wie die Hühner und Fasanen bringen eine grosse Anzahl von Eiern hervor, d. h. gegen 20; aber grade bei diesen ist die Brut sehr der Zerstörung preisgegeben. Ueberhaupt gibt es wohl keine Vogelart, bei der dies gar nicht der Fall wäre. Selbst bei dem mächtigsten unsrer einheimischen Raubvögel, dem Steinadler, den alle Thiere fürchten und dessen an der Felswand hängender Horst jedwedem Raubgesindel unzugänglich ist, geht nicht selten schon das Ei durch Nachfröste und späten Schnee zu Grunde und später im Winter hat der junge Vogel den grimmigsten Feind, den Hunger, zu bestehen. Bei den meisten Vögeln ist aber schon das kaum gelegte Ei zahlreichen Nachstellungen lebendiger Feinde ausgesetzt, Marder und Iltis, Katzen und Eulen, Bussarde und Raben stellen ihnen nach. Dazu kommt dann später noch die Zerstörung der hülflosen Jungen durch dieselben Feinde, der Kampf mit Kälte und Hunger im Winter, oder aber die vielfachen Gefahren beim Ziehen über Land und Meer, die grade die jungen Vögel unbarmherzig decimiren.

Direkt lässt sich die Höhe der Zerstörung nicht er-

mitteln, aber auf indirektem Wege kann man sich ein ungefähres Bild davon machen. Nehmen wir mit Darwin und Wallace an, dass bei den meisten Arten eine gewisse Stabilität in der Zahl der gleichzeitig lebenden Individuen eingetreten ist, so zwar, dass auf einem bestimmten Wohngebiet die Zahl der Individuen sich innerhalb eines grösseren Zeitraums annähernd gleich bleibt, so brauchte man nur die Fruchtbarkeit einer Art zu kennen und ihre durchschnittliche Lebensdauer, um daraus die Zerstörungsziffer zu berechnen. Leider kennt man das Durchschnittsalter des reifen Vogels kaum für irgend eine Art mit Genauigkeit. Nehmen wir aber einmal an, dasselbe betrage für eine Art 10 Jahre und diese bringe jährlich 20 Eier hervor, so würden also von den 200 Eiern, welche während der zehnjährigen Lebensdauer gelegt würden, 198 zu Grunde gehen und nur 2 wieder zu reifen Vögeln werden. Oder setzen wir — um ein konkretes Beispiel zu nehmen — die durchschnittliche Lebensdauer des Steinadlers auf 60 Jahre, seine Jugendzeit — sie ist nicht genau bekannt — auf 10 Jahre und lassen wir ihn zwei Eier jährlich hervorbringen, so würde also ein Paar in 50 Jahren 100 Eier legen, von denen aber nur 2 wieder zu erwachsenen Vögeln heranwüchsen; ein Adlerpaar würde also durchschnittlich nur alle 50 Jahre dazu gelangen, ein Paar Junge gross zu ziehen. Diese Berechnung wird eher hinter der Wahrheit zurückbleiben, als sie übertreiben; sie genügt aber, um klar zu machen, dass in der That die Zerstörung der Brut eine sehr hohe Ziffer erreichen muss bei den Vögeln (1.).

Wenn dies aber feststeht, und zugleich die Frucht-

barkeit aus physikalischen und andern Gründen nicht gesteigert werden darf, dann gibt es kein andres Mittel für die Erhaltung der Vogelarten, als ein langes Leben. Wir haben somit dasselbe als eine Nothwendigkeit erkannt.

Ich habe vorhin schon darauf hingewiesen, dass grade die Vögel sehr deutlich zeigen, wie die rein physiologischen Verhältnisse durchaus nicht ausreichen zur Erklärung der Lebensdauer. Obgleich bei allen Vögeln das Leben rascher pulsirt, die Bluttemperatur höher ist als bei den Säugethieren, übertreffen sie diese doch bei Weitem an Lebensdauer. Nur die Riesen unter den Säugethieren, wie Walfisch, Elefant, erreichen oder übertreffen vielleicht noch die langlebigsten Vögel; vergleicht man aber nach dem Körpergewicht, so sind die Säuger überall im Nachtheil. Selbst so grosse Thiere, wie Pferd und Bär überschreiten nicht ein Alter von 50 Jahren, der Löwe wird etwa 35 Jahre alt, das Wildschwein 25, das Schaf 15, der Fuchs 14, der Hase 10, das Eichhörnchen und die Maus 6 Jahre (2). Nun wiegt aber selbst der mächtige Steinadler nicht mehr als 9 bis höchstens 12 Pfund! steht also dem Gewicht nach zwischen Hasen und Fuchs, die er aber Beide um das Zehnfache an Lebensdauer übertrifft.

Dies findet seine Erklärung einerseits in der viel grösseren Fruchtbarkeit der kleinen Säugethiere — man denke an Maus, Kaninchen, Schwein — andrerseits in der viel geringeren Zerstörung der Jungen bei den grösseren Säugern. Das für die Erhaltung der Art nöthige Minimum von Lebensdauer ist

ein weit kleineres, als bei den Vögeln. Auch hier sind wir freilich von einer präcisen Berechnung der Zerstörungsziffer noch weit entfernt; aber es lässt sich doch einsehen, dass allein schon die intrauterine Entwicklung den Säugern einen grossen Vortheil gegenüber den Vögeln gewährt; bei ihnen kann die Zerstörung der Jungen doch erst mit deren Geburt beginnen, bei den Vögeln beginnt sie schon während der Embryonalentwicklung. Dazu kommt dann noch weiter, dass viele Säuger ihre Jungen noch lange Zeit vor Feinden beschützen.

Ich muss darauf verzichten, näher ins Einzelne einzugehen, oder gar etwa sämmtliche Klassen des Thierreichs darauf durchzugehen, ob und inwiefern sie mit den hier aufgestellten Principien übereinstimmen. Es wäre übrigens zur Stunde auch noch gänzlich unausführbar, alle, oder auch nur die meisten Klassen des Thierreichs zu dieser Untersuchung heranzuziehen, weil unsre Kenntnisse über die Lebensdauer der Thiere höchst dürftige sind. Das Interesse an biologischen Studien hat in neuerer Zeit sehr zurückstehen müssen hinter dem an den morphologischen Problemen. Sie finden deshalb in den neueren Hand- und Lehrbüchern der Zoologie fast oder wirklich Nichts über die Lebensdauer der Thiere und selbst monographische Behandlungen einzelner Klassen, wie z. B. der Amphibien, Reptilien, ja selbst der Vögel enthalten darüber recht wenig. Steigt man nun gar zu den niedern Thieren hinab, so hört fast Alles auf. Ueber das Alter der Echinodermen habe ich nicht eine einzige bestimmte Angabe finden können und bei den meisten Würmern, Crustaceen und Coelenteraten (4) steht

es nicht besser. Bei manchen Molluscen ist allerdings die Lebensdauer sehr gut bekannt, da sich das Alter derselben an ihren Schalen erkennen lässt (5), allein zu unsern Zwecken müsste auch noch eine genaue Kenntniss der Lebensverhältnisse, der Fruchtbarkeit, der Beziehungen zur übrigen Thierwelt und vieles Andre bekannt sein und daran fehlt noch Vieles.

Am meisten sichere Daten nach beiden Richtungen hin liegen wohl bei den Insekten vor und auf diese möchte ich deshalb noch Ihre Aufmerksamkeit etwas specieller lenken.

Zunächst die Dauer des Larvenlebens! Sie ist sehr verschieden und hängt hauptsächlich von dem Nährwerth und der leichteren oder schwierigeren Herbeischaffung der Nahrung ab. Die Larven der Bienen entwickeln sich in 5—6 Tagen zur Puppe und sie werden bekanntlich mit Substanzen von hohem Nährwerth gefüttert, mit Honig und Blüthenstaub und brauchen keine Kraft dran zu setzen, um ihrer Nahrung habhaft zu werden, die dicht vor ihnen aufgeschichtet liegt. Nicht viel länger brauchen die Larven mancher Schlupfwespen die parasitisch in andern Insekten und zwar von den Geweben und Säften ihrer Wirthe leben und auch die Larven der Schmeissfliege beanspruchen nur 8—10 Tage zu ihrer Verwandlung in die Puppe, obgleich sie doch ziemliche Ausgaben an Bewegung machen müssen, wenn sie unter der Haut oder in den Geweben des todten Thieres sich fortbohren, von dessen Substanz sie leben. Bis auf 6 Wochen und mehr verlängert sich die Larvenzeit bei den blattfressenden Raupen der Schmetter-

linge, entsprechend dem geringeren Nährwerth der Blätter und der grösseren Ausgabe für Muskelbewegung. Bei solchen Raupen schliesslich, welche vom Holz leben, dauert die Larvenzeit 2—3 Jahre! so beim Weidenspinner und der Holzwespe.

Aber auch die vom Raube lebenden Larven bedürfen einer längeren Zeit zum Aufbau ihres Körpers, da sie nicht nur seltner ihrer allerdings nahrhaften Beute habhaft werden, sondern auch grosse Anstrengungen machen müssen, um dieselbe zu erreichen. So dauert bei den Larven der Libellen die Larvenzeit 1 Jahr, bei manchen Eintagsfliegen 2 oder 3 Jahre.

Alles dies ergibt sich aus bekannten physiologischen Principien ganz von selbst, setzt aber voraus, dass die Lebensdauer sehr dehnbar ist, dass sie nach Bedürfniss verlängert werden kann, sonst hätten überhaupt räuberische oder holzfressende Larven nicht entstehen können im Verlaufe der phyletischen Entwicklung des Insektenstammes.

Nun würde man aber sehr irren, wollte man etwa glauben, es bestehe eine Reciprocität zwischen der Dauer des Larvenlebens und der des reifen Insektes, der sog. Imago, als wäre etwa den Insekten gleicher Grösse und Schnelllebigkeit auch das gleiche Maass von Gesammt-Lebensdauer zugemessen und was davon der Larvendauer zugelegt werde, falle von der Imago-Dauer hinweg und umgekehrt. Daran ist gar nicht zu denken, wie allein schon die Thatsache beweist, dass bei Bienen und Ameisen Männchen und Weibchen die gleiche Dauer des Larvenlebens, aber

eine um Jahre differirende Dauer des Imago-Lebens aufweisen.

Das Imago-Leben ist im Allgemeinen ein sehr kurzes, nicht nur endet es mit der Fortpflanzung — wie vorhin schon kurz erwähnt wurde — sondern die Periode der Fortpflanzung ist auch eine sehr kurze — ja man kann sagen, eine möglichst kurze (3).

Die Maikäfer-Larve frisst vier Jahre lang die Wurzeln der Pflanzen ab, ehe sie zum Käfer wird und diese so mühsam errungene, so complicirt gebaute Gestalt des reifen Insektes hat ein sehr vergängliches Dasein; der Käfer stirbt etwa einen Monat nach dem Verlassen der Puppe. Und dies ist nicht einmal ein extremer Fall. Die meisten Tagschmetterlinge leben kürzer, und unter den Spinnern gibt es manche, wie z. B. Arten der Sackträger (Psychiden), die nur wenige Tage, ja solche mit parthenogenetischer Fortpflanzung, welche weniger als 24 Stunden leben. So ziemlich das Aeusserste in Lebenskürze leisten aber einige Arten von Eintagsfliegen, die nicht länger als 4—5 Stunden im Imago-Zustand leben. Gegen Abend schlüpfen sie aus der Puppenhülle, sobald ihre Flügel erhärtet sind, erheben sie sich in die Luft, die Fortpflanzung geht vor sich, sie lassen sich aufs Wasser hernieder, sämmtliche Eier werden auf 1 Mal ausgestossen und das Leben ist zu Ende, das Thier stirbt!

Das kurze Imago-Leben der Insekten lässt sich nun aus den vorhin entwickelten Principien ganz wohl verstehen. Die Insekten gehören zu den auch im reifen Zustand am meisten verfolgten Thieren, zu den-

jenigen, auf welche eine Menge andrer Thiere als Nahrung angewiesen sind; sie gehören aber zugleich auch zu den fruchtbarsten Thieren, zu denjenigen, welche oft in kurzer Zeit eine erstaunliche Menge von Eiern zu produciren im Stande sind. Da konnte wohl keine bessere Einrichtung für die Erhaltung der Art getroffen werden, als möglichste Kürzung des Lebens durch möglichste Beschleunigung der Fortpflanzung.

Diese allgemeine Tendenz musste nun freilich je nach den Umständen in sehr verschiednem Grade zur Ausführung gelangen. Das erreichbare Minimum von Fortpflanzungszeit, also zugleich von Lebensdauer hängt von einer Menge zusammenwirkender Verhältnisse ab, die ich unmöglich alle aufzählen könnte. Schon die Art der Eiablage hat darauf einen Einfluss. Lebten die Larven der Eintagsfliegen an irgend einem seltneren und zerstreut wachsenden Kraut, anstatt in dem Schlamm der Gewässer, so würden ihre Imagines nothwendig länger leben müssen, denn sie müssten dann, wie die Schwärmer, oder viele Tagschmetterlinge ihre Eier einzeln, oder in kleinen Gruppen über ein weites Gebiet zerstreut ablegen; dazu gehört aber Zeit und Kraft! Sie könnten dann auch keine verkümmerten Mundtheile haben, sondern müssten sich ernähren, um Kraft für die weiten Flüge zu bekommen. Möchten sie nun als Räuber leben, wie die Libellen, oder als Honigsauger, wie die Schmetterlinge, immer würde ihre eigne Ernährung wiederum Kraft und Zeit in Anspruch nehmen und eine abermalige Verlängerung ihres Lebens erfordern. So finden wir denn auch, dass Libellen und die

pfeilschnell dahinschiessenden Schwärmer häufig sechs bis acht Wochen, ja vielleicht länger noch leben.

Es kommt dabei aber noch der andre Umstand in Betracht, dass keineswegs alle Insekten schon reife Eier enthalten, wenn sie aus der Puppe schlüpfen; bei vielen Käfern und Schmetterlingen reifen sie erst während des Imago-Lebens, meist auch nicht alle auf ein Mal, sondern in Parthien. Dies hängt wiederum einerseits von der Grösse des Nahrungsvorraths ab, der während des Larvenlebens in dem Insekt aufgespeichert werden konnte, andrerseits aber auch noch von ganz andern Verhältnissen, z. B. vom Flugvermögen. Insekten, welche einen raschen und ausdauernden Flug besitzen müssen, wie Schwärmer und Libellen, können nicht mit einer grossen Menge gleichzeitig gereifter Eier belastet werden; hier muss also eine langsame Reifung der Eier eintreten und damit zugleich eine Verlängerung der Lebensdauer. Bei Schmetterlingen kann man fast Schritt für Schritt verfolgen, wie sich das Flugvermögen mindert, sobald es die sonstigen Lebensbedingungen zulassen und nun die Eier rascher reifen und die Lebensdauer sich verkürzt, ja schliesslich bis auf ein Minimum verkürzt. Nur zwei Stadien aus diesem Entwicklungsprocess mögen erwähnt werden.

Als die höchste Ausbildung des Schmetterlingstypus sind wohl ohne Zweifel die besten Flieger, wie die meisten Schwärmer und viele Tagschmetterlinge zu betrachten; sie besitzen nicht nur die Flugwerkzeuge in höchster Vollkommenheit, sondern auch die Organe der Er-

nährung, vor Allem den charakteristischen Schmetterlingsrüssel.

Es gibt nun Spinner, deren Männchen fast ebensogut fliegen wie die Schwärmer, während die Weibchen ihre grossen Flügel nicht mehr zu eigentlichem Flug benutzen können, weil ihr Körper durch eine Unmasse gleichzeitig gereifter Eier viel zu sehr belastet ist. Solche Arten, wie z. B. die sog. Dachdecker, Aglia Tau können ihre Eier nicht weit umher zerstreuen, sondern sie legen sie alle an ein und denselben Fleck. Dass sie dies ohne Schaden für ihre Brut thun können, hat darin seinen Grund, dass ihre Raupen auf Waldbäumen leben, auf deren jedem auch noch viel mehr Raupen Futter fänden, als ein Weibchen hervorbringt. Sobald die Begattung erfolgt ist, werden die Eier abgelegt und kurze Zeit darauf stirbt das Thier am Fusse desselben Baums, unter dessen moosbewachsenen Wurzeln es den Winter über seinen Puppenschlaf gehalten hat; es lebt wohl selten mehr als 3—4 Tage. Die Männchen aber, welche im Walde umherschwärmend die viel seltneren Weibchen aufsuchen müssen, leben sicherlich*) viel länger, gewiss 8—14 Tage.

Die Weibchen der Sackträger oder Psychiden, ebenfalls Spinner, legen auch ihre Eier auf einer Stelle ab; da die Gräser und Flechten, von denen die Raupen leben, dicht am Boden wachsen, so erhebt sich auch das eierlegende Weibchen nicht über denselben, ja es bewegt

*) Anm. Diese Annahme beruht auf der Beobachtung ihrer Flugzeit; direkte Beobachtungen über die Lebensdauer dieser Art sind mir nicht bekannt.

sich überhaupt nicht von der Stelle, sondern bleibt träge in seiner Puppenhülle, legt in diese die Eier ab und stirbt, sobald dies geschehen ist. In Zusammenhang damit sind denn auch die Flügel bei den Weibchen völlig verkümmert und ebenso die Mundtheile, während die Männchen ganz wohl entwickelte Flügel besitzen.

Tritt nun auch die Abhängigkeit der Lebensdauer von den äussern Lebensbedingungen in diesen Fällen schon scharf genug hervor, so gibt es doch noch schlagendere Beweise dafür in den schon öfters kurz erwähnten staatenbildenden Insekten.

Bei Bienen, Wespen, Ameisen, Termiten ist die Dauer des Lebens verschieden nach dem Geschlecht, die Weibchen leben lang, die Männchen kurz und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass der Grund davon lediglich in einer Anpassung an die äussern Lebensbedingungen zu suchen ist.

So wird die Bienenkönigin, bekanntlich das Weibchen des Stockes, 2—3 Jahre, öfters aber auch 5 Jahre alt, während die männlichen Bienen, die Drohnen, höchstens 4—5 Monate leben. Bei den Ameisen ist es Sir John Lubbock gelungen, Weibchen und Arbeiterinnen sieben Jahre lang am Leben zu erhalten, ein für die Insekten ganz unerhörter Fall, während die Männchen nie länger lebten, als einige Wochen (3).

Das Letztere lässt sich daraus verstehen, dass die Männchen weder Futter eintragen, noch am Bau des Stockes mithelfen. Ihr Nutzen für den Staat hört mit dem einmaligen Hochzeitsflug auf und es lässt sich so

vom Nützlichkeitsstandpunkt aus leicht verstehen, dass ihre Lebensdauer nicht verlängert wurde (7).

Ganz anders bei den Weibchen! An und für sich ist eine möglichst lange Fortpflanzungszeit und damit eine sehr grosse Fruchtbarkeit vortheilhaft für die Erhaltung einer Art; es musste nur bei den meisten Insekten davon Abstand genommen werden, weil die Fähigkeit, lang zu leben nutzlos wird, wenn thatsächlich doch alle Individuen viel früher ihren Feinden zum Opfer fallen. Hier ist das anders. Wenn die Bienenkönigin vom Hochzeitsflug zurückgekehrt ist, bleibt sie im Innern des Stockes bis zu ihrem Tod, ohne ihn jemals zu verlassen. Dort aber ist sie vor Feinden und andern Gefahren beinahe völlig gesichert; Tausende von stacheltragenden Arbeiterinnen beschützen sie, nähren und wärmen sie, kurz es ist die grösste Wahrscheinlichkeit, dass sie ihr normales Lebensende erreichen wird. — Ganz ähnlich verhält es sich mit den weiblichen Ameisen; in beiden Fällen lag kein Grund vor, auf den Vortheil zu verzichten, den eine lange Fortpflanzungszeit der Art gewährt (6).

Dass nun auch hier thatsächlich eine Verlängerung des Lebens eingetreten ist, geht schon daraus hervor, dass die muthmasslichen Vorfahren der Bienen und Ameisen, die Pflanzenwespen, in beiden Geschlechtern nur kurz leben. Dem gegenüber bilden die Eintagsfliegen einen ebenso unzweifelhaften Fall von Verkürzung des Lebens. Nur bei einigen wenigen Arten von ihnen ist das Leben so kurz, wie ich es vorhin geschildert habe, bei den meisten Arten dauert

es länger, einen bis mehrere Tage. Dass nun die extremen Fälle mit nur wenigen Stunden Lebensdauer nur die äussersten Spitzen einer auf Verkürzung des Lebens gerichteten Entwicklungsreihe sind, beweist der Umstand, dass eine dieser Arten (Palingenia) heute nicht einmal mehr ihre letzte Puppenhaut abstreift, sondern als sog. Subimago die Fortpflanzung ausführt.

So ist es denn wohl nicht zu bezweifeln, dass die Lebensdauer eine variable Grösse ist, die nicht allein von den physiologischen Verhältnissen bedingt, sondern die wesentlich mit durch die äussern Lebensbedingungen normirt wird. Mit körperlichen Umgestaltungen einer Art, mit Ausbildung neuer Gewohnheiten kann und wird sich in den meisten Fällen auch die Lebensdauer ändern.

Fragen wir nach dem mechanischen Vorgang, durch welchen Verlängerung und Verkürzung zu Stande kommen, so werden wir zunächst auf den Selectionsprocess verwiesen. Wie jede körperliche Eigenschaft individuellen Schwankungen unterworfen ist, so auch die Lebensdauer; wir wissen ja vom Menschen her auch, dass Langlebigkeit erblich ist; sobald nun die längerlebenden Individuen einer Art im Vortheil sind im Kampf ums Dasein, werden sie allmälig zur herrschenden Race werden und umgekehrt.

Soweit ist die Sache ganz einfach, allein das ist doch nur der äussere Mechanismus und es fragt sich, welche inneren Vorgänge denselben begleiten und möglich machen.

Dies führt nun gradewegs auf eines der schwierigsten Probleme der ganzen Physiologie, auf die Frage

nach dem Grunde des Todes. Denn erst, wenn wir wissen, aus welchem Grunde der normale Tod überhaupt eintreten muss, können wir weiter danach forschen, aus welchem Grunde er früher oder später eintritt, welche Veränderungen in den Eigenschaften der Theile nöthig sind, damit das Leben verkürzt oder verlängert werde.

Die Veränderungen des Organismus, welche zum normalen Tode führen, die sog. Involutionsveränderungen, sind am genauesten beim Menschen studirt. Wir wissen, dass mit fortschreitendem Alter sich bestimmte Veränderungen der Gewebe einstellen, welche ihre Funktionirung beeinträchtigen, dass diese sich mehr und mehr steigern und schliesslich entweder direkt zum sog. normalen Tod führen oder indirekt den Tod herbeiziehen, indem sie den Organismus unfähig machen, geringen äussern Schädlichkeiten Widerstand zu leisten. Diese Altersveränderungen sind von Burdach und Bichat an bis zu Kussmaul so vortrefflich geschildert worden und sind so bekannt, dass ich hier nicht näher auf sie einzugehen brauche.

Fragt man sich nun, worauf diese Veränderung der Gewebe beruhen könne, so sehe ich keine andre Antwort als die, dass die Zellen, welche die lebendige Grundlage der Gewebe bilden, sich durch den Gebrauch, also durch die Funktionirung abnutzen. Dies ist nun aber in doppelter Weise denkbar, je nachdem man annimmt, dass die Zellen der Gewebe während des Lebens dieselben bleiben, oder aber, dass sie wechseln

und dass zahlreiche Generationen von ihnen sich während des Lebens ablösen.

Nach dem heutigen Stand unsers Wissens scheint es mir kaum noch fraglich, dass die erste Annahme nicht mehr haltbar ist. Millionen von Blutzellen gehen im Blute fortwährend zu Grunde und werden durch neue ersetzt, auf allen innern und äussern Flächen des Körpers werden unausgesetzt zahllose Epithelzellen abgestreift und neue wieder gebildet, die Thätigkeit vieler und wahrscheinlich aller Drüsen geht mit Zellwechsel einher, zum Theil besteht sogar ihr Sekret aus abgestossenen und aufgelösten Zellen, für Knochen und Bindegewebe, sowie für den Muskel ist ebenfalls konstatirt, dass die zelligen Elemente desselben wechseln können und so bliebe nur das Nervengewebe als zweifelhaft übrig. Doch auch hier liegen schon Thatsachen vor, die auf einen normalen, wenn auch vielleicht langsamen Wechsel der histologischen Elemente deuten. Ich glaube, man kann den Satz heute schon vertreten — und er hat ja auch schon Vertreter gefunden — dass die Lebensprocesse der höhern, d. h. vielzelligen Thiere mit einem Wechsel der morphologischen Elemente der meisten Gewebe verbunden sind.

Dieser Satz aber legt es nahe, die Ursache des Todes nicht in der Abnutzung der einzelnen Zellen, sondern in einer Begrenzung der Vermehrungsfähigkeit der Zellen zu suchen, sich vorzustellen, dass der Tod deshalb eintritt, weil die verbrauchten Gewebe sich nicht ins Unendliche fort von

Neuem wiederherstellen können, weil die Fähigkeit der Körperzellen, sich durch Theilung zu vermehren, keine unendliche ist, sondern eine begrenzte (8).

Damit soll natürlich keineswegs gesagt sein, dass die unmittelbare Todesursache je in diesem mangelnden Zellersatz läge, es wird vielmehr der Tod immer viel früher eintreten, als die Zellen in ihrer Fortpflanzungsfähigkeit ganz erschöpft sind, wie denn leise, funktionelle Störungen schon dann eintreten müssen, wenn der Ersatz der verbrauchten Zellen langsamer und ungenügend zu werden beginnt.

Es ist überhaupt nicht zu vergessen, dass dem Tode durchaus nicht immer eine Involutions-, eine Alters-Periode vorhergeht. Bei vielen niedern Thieren lässt sich dies schon aus der Schnelligkeit schliessen, mit welcher der Tod unmittelbar nach der höchsten Leistung des Organismus, der Fortpflanzung, eintritt. Viele Schmetterlinge, die Eintagsfliegen und andre Insekten sterben unmittelbar nach der Eiablage; sie sterben an Erschöpfung. Wie beim Menschen in seltnen Fällen der Tod durch heftigen Affekt eintritt — Sulla soll an heftigem Zorn, Leo X. an heftiger Freude gestorben sein —, wie hier die psychische Erschütterung eine übermässige, nicht wieder auszugleichende Erregung des Nervensystems hervorruft, so muss wohl bei jenen Thieren die heftige Anstrengung eine solche übermässige Erregung setzen. Jedenfalls steht fest, dass, wenn aus irgend einem Grunde diese Anstrengung nicht eintritt, das Thier auch noch eine

kurze Zeit lang weiter lebt, und man kann deshalb nur uneigentlich hier von normalem Tode reden, wenn man darunter das ohne Katastrophe eintretende Ende versteht; die Katastrophe ist freilich in diesen Fällen zur Regel geworden (9).

Stellen wir uns nun einmal auf den Boden der eben vorgetragenen Hypothese, so würde sich zunächst ergeben, dass die Zahl der Zellgenerationen, welche aus der Eizelle hervorgehen können, für jede Art eine normirte — wenn auch vielleicht innerhalb sehr weiter Grenzen normirte — ist und dass in ihr das Maximum von Lebensdauer gegeben ist, welches die Individuen der betreffenden Art erreichen können. Die Verkürzung der Lebensdauer einer Art müsste dann davon abhängen, dass die Zahl der Zellgenerationen, welche sich folgen können, herabgesetzt würde und umgekehrt müsste die Verlängerung auf einer Vermehrung der möglichen Zellgenerationen beruhen.

Bei den Pflanzen muss es wirklich so sein, denn wenn eine einjährige Pflanze zur perennirenden wird, — und dies kann geschehen — so wird dies wohl nur unter Bildung neuer Triebe d. h. zahlreicher neuer Zellgenerationen vor sich gehen können. Beim Thier ist der Vorgang unscheinbarer, weil dabei keine sichtbar neuen Theile entstehen, sondern nur an die Stelle abgenutzter Bausteine neue eingeschoben werden. Bei der Pflanze werden die alten Bausteine beibehalten und nur mit neuen überbaut; die alten Zellen verholzen und neue übernehmen die Funktionen des Lebens.

Die Frage nach der Nothwendigkeit des Todes im Allgemeinen lässt sich allerdings auch von diesem Standpunkt aus zunächst noch nicht tiefer und sicherer erfassen, als vom rein physiologischen, und zwar einfach deshalb, weil wir überhaupt nicht wissen, worauf es beruht, dass eine Zelle sich 10, 1000 oder 100,000 Mal hintereinander theilen muss und dann mit der Fortpflanzung aufhört. Man kann nur sagen, wir sehen keinen Grund, warum diese Fähigkeit der Vermehrung nicht auch unendlich sein und dadurch dem Organismus eine ewige Dauer ermöglichen könne, so wie man vom rein physiologischen Standpunkt aus sagen wird, wir sehen keinen Grund, warum der Organismus nicht auch ewig fort funktioniren könnte.

Nur vom Nützlichkeitsstandpunkt können wir allerdings die Nothwendigkeit des Todes verstehen, denn dieselben Argumente, welche vorhin für die Nothwendigkeit einer möglichsten Lebenskürzung sprachen, lassen sich mit einer geringen Veränderung auch für die allgemeine Nothwendigkeit des Todes anführen.

Nehmen wir an, irgend eine der höheren Thierarten besitze die Fähigkeit, ewig fortzuleben, so würde dies doch von keinerlei Nutzen für die Art sein. Denn gesetzt auch, ein solches unsterbliches Individuum entginge auf unbegrenzte Zeit allen sein Leben geradezu zerstörenden Zufälligkeiten, eine kaum zulässige Annahme, so würde es doch unausbleiblich heute an diesem, in 10 Jahren vielleicht an jenem Theil seines Körpers eine kleine Schädigung erleiden, die nicht wieder in integrum zu restituiren wäre und es würde somit, je

länger es lebte, um so unvollkommner, krüppelhafter werden und um so weniger die Zwecke der Art erfüllen können. Die Individuen nutzen sich äusserlich ab durch die Berührung mit der Aussenwelt und schon allein deshalb ist es unerlässlich, dass sie fortwährend wieder durch neue, vollkommnere Individuen ersetzt werden, auch wenn sie innerlich die Fähigkeit besässen, ewig fortzuleben.

Es erhellt daraus einerseits die Nothwendigkeit der Fortpflanzung, andrerseits aber auch die Zweckmässigkeit des Todes, denn abgenutzte Individuen sind werthlos für die Art, ja sogar schädlich, indem sie Besseren den Platz wegnehmen. Nach dem Selectionsprincip muss sich deshalb das Leben der Individuen — angenommen ihre ursprüngliche Unsterblichkeit — um soviel verkürzt haben, als davon für die Art nutzlos war, es muss sich auf diejenige Länge reducirt haben, welche die günstigste Aussicht für die möglichst grosse, gleichzeitige Existenz lebenskräftiger Individuen bot.

Damit nun, dass der Tod als eine zweckmässige Einrichtung nachgewiesen wird, ist aber noch lange nicht bewiesen, dass er auch nur auf Zweckmässigkeitsgründen beruht; er könnte ja auch auf rein innern, in der Natur des Lebens selbst liegenden Ursachen beruhen, so etwa wie das Schwimmen des Eises auf dem Wasser uns als eine zweckmässige Einrichtung erscheint, obwohl sie lediglich auf der molekularen Constitution des Eises beruht und nicht darauf, dass sie zweckmässig ist. Das ist ja offenbar auch die Vorstel-

lung von der Nothwendigkeit des Todes, die man bisher allgemein gehegt hat.

Ich glaube nun allerdings nicht an die Richtigkeit dieser Vorstellung; ich halte den Tod in letzter Instanz für eine Anpassungserscheinung. Ich glaube nicht, dass das Leben deshalb auf ein bestimmtes Maass der Dauer gesetzt ist, weil es seiner Natur nach nicht unbegrenzt sein könnte, sondern weil eine unbegrenzte Dauer des Individuums ein ganz unzweckmässiger Luxus wäre. Auf der vorhin dargelegten Cellular-Hypothese des Todes fussend würde ich sagen: Nicht deshalb, weil die Zelle an und für sich, d. h. ihrer innern Natur nach eine unbegrenzte Fähigkeit sich fortzupflanzen nicht besitzen kann, hört der Organismus schliesslich auf, den Abgang an Zellmaterial zu ersetzen, sondern deshalb, weil ihm diese Fähigkeit verloren ging, als sie nicht mehr nöthig war.

Ich glaube, dass sich diese Ansicht, wenn auch nicht gradezu beweisen, doch sehr wahrscheinlich machen lässt.

Man werfe mir nicht ein, dass man vom Menschen, oder von irgend einem höhern Thier ganz ebensogut sagen könne, sein Tod resultire mit Nothwendigkeit aus seiner physischen Natur, als man vom Eis sagen kann, seine specifische Leichtigkeit resultire aus seiner physischen Natur. Dies gebe ich natürlich vollkommen zu. Zwar hoffte noch John Hunter, gestützt auf die Erfahrungen der Anabiose, es werde gelingen durch abwechselndes Erfrieren und Wiederaufthauen das Leben des Menschen ins Unendliche zu ver-

längern, und der Veroneser Oberst Aless. Guaguino band seinen Zeitgenossen das Märchen auf, in Russland gebe es ein Volk, welches regelmässig alle Jahr am 27. Nov. stürbe, um am 24. April wieder aufzuwachen — aber im Ernst kann nicht im Geringsten bezweifelt werden, dass die höhern Organismen, so wie sie nun einmal sind, den Keim des Todes in sich tragen, es fragt sich nur, warum und aus welchen Motiven sie so geworden sind und da glaube ich, muss der Tod nur als eine Zweckmässigkeits-Einrichtung, als eine Concession an die äussern Lebensbedingungen, nicht als eine absolute, im Wesen des Lebens begründete Nothwendigkeit aufgefasst werden.

Der Tod, d. h. die Begrenztheit der Lebensdauer ist nämlich gar nicht — wie immer angenommen wird — ein allen Organismen zukommendes Attribut. Es gibt eine grosse Zahl von niedern Organismen, die nicht sterben müssen. Wohl sind auch sie zerstörbar; Siedhitze, Kalilauge, Gifte tödten sie, aber so lange die für ihr Leben nöthigen Bedingungen vorhanden sind, so lange leben sie; sie tragen also die Bedingungen ewiger Dauer in sich. Ich spreche hier nicht nur von den Amöben und niedern, einzelligen Algen, sondern auch von viel höher organisirten einzelligen Thieren, wie den Infusorien.

Es ist neuerdings öfters von dem Theilungsprocess der Amöben die Rede gewesen und ich weiss wohl, dass er meistens so aufgefasst worden ist, als sei das Leben des Individuums beschlossen mit seiner Theilung, als entstünden aus ihm nun 2 neue Individuen, als falle

hier Tod und Fortpflanzung zusammen. In Wahrheit kann man aber doch hier nicht von Tod reden! wo ist denn die Leiche? was stirbt denn ab? Nichts stirbt ab, sondern der Körper des Thiers zertheilt sich in zwei nahezu gleiche Stücke, von nahezu gleicher Beschaffenheit, von denen also jedes dem Mutterthier vollkommen ähnlich ist, von denen jedes, wie dieses, weiter lebt und sich später, wie dieses, wieder in zwei Hälften theilt. Hier kann doch höchstens in figürlichem Sinn von Tod die Rede sein.

Wir haben auch keinen Grund zu der Annahme, dass die beiden Theilstücke innerlich verschieden beanlagt seien, so etwa, dass das eine nach einiger Zeit absterben müsste, und nur das andre weiter lebte. Es ist kürzlich eine Thatsache beobachtet worden, die jeden solchen Gedanken ausschliesst. Bei Euglypha, einem beschalten Wurzelfüsser, und bei mehreren andern der gleichen Gruppe sieht man, während die Theilung schon fast beendet ist, die beiden Hälften aber noch durch eine Brücke zusammenhängen, dass die Zellsubstanz der beiden Thiere in Rotation geräth und nun wie ein Strom eine Zeit lang durch beide Theilhälften hindurchgeht. Es findet also eine vollständige Mischung der Substanz beider Thiere statt, ehe sie sich definitiv von einander trennen (10).

Man kann auch nicht einwenden, wenn das Mutterthier auch nicht eigentlich sterbe, so verschwinde es doch als Individuum. Ich kann auch dies nicht zugeben, wenigstens in keinem andern Sinn, als in welchem auch der Mann von heute nicht mehr dasselbe

Individuum ist, wie der Knabe von vor 20 Jahren. Auch beim Heranwachsen des Menschen bleibt weder die Form, noch die Mischung genau dieselbe; die Materie wechselt ohnehin fortwährend. Stellen wir uns eine Amöbe mit Selbstbewusstsein begabt vor, so würde sie bei ihrer Theilung denken: „ich schnüre eine Tochter von mir ab", und ich zweifle nicht, dass jede Hälfte die andre für die Tochter und sich selbst für das ursprüngliche Individuum ansehen würde. Dieses Criterium der Persönlichkeit fällt nun freilich bei den Amöben fort, aber es bleibt, was, wie mir scheint, das Entscheidende hier ist, nämlich die Continuität des Lebens in gleicher Form.

Wenn nun wirklich zahlreiche Organismen existiren, welche die Möglichkeit ewiger Dauer in sich tragen, so fragt es sich zunächst, ob denn diese Thatsache vom Standpunkte der Zweckmässigkeit zu verstehen ist. Wenn der Tod für die höheren Organismen eine nothwendige Anpassung darstellt, warum nicht auch für die niedern? werden sie nicht durch Feinde decimirt? erleiden sie keine Defecte? nützen sie sich nicht ab in der Berührung mit der Aussenwelt? Allerdings werden auch sie von andern Thieren verzehrt, dagegen kommt eine Abnutzung des Körpers nicht in dem Sinn vor wie bei den höhern Organismen: Sie sind zu einfach dazu! Erleidet ein Infusorium einen kleineren Substanzverlust, so stellt es sich oft vollständig wieder her, ist aber die Zerstörung allzu gross, so stirbt das Thier eben ab. Die Alternative wird deshalb hier immer die sein: Vollkommne Integrität oder vollkommner Unter-

gang. Uebrigens können wir von der Beantwortung dieser Fragen ganz absehen, denn es leuchtet ein, dass sich ein normaler, d. h. aus innern Ursachen eintretender Tod bei diesen niedern Organismen überhaupt gar nicht einrichten liess. Bei allen Arten wenigstens, deren Theilung mit einer Vermischungs-Rotation des gesammten Zellkörpers verbunden ist, müssen die beiden Theilhälften ihrer Qualität nach gleich sein. Da nun eine von ihnen erfahrungsgemäss die Fähigkeit zu unbegrenztem Leben in sich trägt und tragen muss — soll die Art überhaupt erhalten bleiben —, so muss sie auch die andre Hälfte besitzen.

Aber gehen wir weiter! — Da die vielzelligen Thiere und Pflanzen aus den einzelligen hervorgegangen sein müssen, so fragt es sich nun, wie denn diesen die Anlage zu ewiger Dauer abhanden gekommen ist?

Dies hängt nun wohl mit der Arbeitstheilung zusammen, die zwischen den Zellen der vielzelligen Organismen eintrat und dieselben von Stufe zu Stufe zu immer complicirterer Gestaltung hinleitete.

Mögen auch vielleicht die ersten vielzelligen Organismen Klümpchen gleichartiger Zellen gewesen sein, so muss sich doch bald eine Ungleichartigkeit unter ihnen ausgebildet haben. Schon allein durch ihre Lage werden einige Zellen geeigneter gewesen sein, die Ernährung der Kolonie zu besorgen, andre die Fortpflanzung zu übernehmen. Es musste sich so ein Gegensatz zweier Zellgruppen bilden, die man als so-

matische und propagatorische, als Körperzellen und Fortpflanzungszellen bezeichnen könnte. Der Gegensatz war nicht von Anfang an ein absoluter, er ist es sogar bis heute noch nicht. Bei niedern Metazoen, wie bei den Polypen, ist den somatischen Zellen das Vermögen der Fortpflanzung in so hohem Grade zu eigen geblieben, dass eine kleine Anzahl von ihnen im Stande ist, sich zum ganzen Organismus zu completiren, ja dass auch ohne Verletzung durch sog. Knospung neue Individuen gebildet werden können. Es ist ja auch bekannt, dass bei vielen weit höheren Thieren noch ein hohes Regenerationsvermögen erhalten geblieben ist, dass der Salamander den abgeschnittenen Schwanz, oder Fuss neu bildet, die Schnecke die abgeschnittenen Fühler und Augen u. s. w.

Die beiden Zellgruppen des Metazoen-Körpers trennten sich aber immer schärfer von einander, je mehr die Komplikation des Baues sich steigerte. Sehr bald überwogen die somatischen Zellen sehr bedeutend an Masse über die propagatorischen und gliederten sich immer mehr und mehr nach dem Princip der Arbeitstheilung in immer schärfer gesonderte, specifische Gewebsgruppen. Je mehr dies geschah, um so mehr ging ihnen die Fähigkeit verloren, grössere Stücke des Organismus zu reproduciren, um so mehr also concentrirte sich das Vermögen der Fortpflanzung des Gesammt-Individuums in den propagatorischen Zellen.

Daraus folgt aber durchaus nicht, dass den somatischen Zellen die Fähigkeit unbegrenzter Zellfortpflanzung hätte verloren gehen müssen, sie hätte sich nur,

nach den Gesetzen der Erblichkeit, auf die Hervorbringung ihres Gleichen, d. h. derselben, specifisch differenzirten Gewebszellen beschränkt halten müssen.

Wenn uns nun aber die Thatsache des normalen Todes zu lehren scheint, dass sie ihnen dennoch verloren gegangen ist, so kann der Grund dazu nur ausserhalb des Organismus gesucht werden, d. h. in den äussern Lebensbedingungen und wir haben ja gesehen, dass sich der Tod als Anpassungserscheinung sehr wohl begreifen lässt. Den Propagationszellen konnte die Fähigkeit unbegrenzter Vermehrung nicht verloren gehen, andernfalls würde ein Erlöschen der betreffenden Art eingetreten sein, dass sie aber den somatischen Zellen mehr und mehr entzogen wurde, dass sie schliesslich auf eine bestimmte, wenn auch sehr grosse Zahl von Zellgenerationen beschränkt wurde, erklärt sich aus der Unmöglichkeit, das Individuum vor Unfällen absolut zu schützen, und der daraus resultirenden Hinfälligkeit desselben. Bei einzelligen Thieren war es nicht möglich, den normalen Tod einzurichten, weil Individuum und Fortpflanzungszelle noch ein und dasselbe waren, bei den vielzelligen Organismen trennten sich somatische und Propagationszellen, der Tod wurde möglich und wir sehen, dass er auch eingerichtet wurde.

Ich habe versucht, den Tod auf eine beschränkte Vermehrungsfähigkeit der somatischen Zellen zurückzuführen und davon gesprochen, dass dieselbe auf eine bestimmte Anzahl von Generationen normirt zu denken sei für jedes Organ und für jedes Gewebe des Körpers.

Sie werden nicht von mir zu hören verlangen, auf welchen feinsten molekularen und chemischen Eigenschaften der Zelle die Dauer ihrer Fortpflanzungsfähigkeit beruhe; das hiesse nichts Anderes, als die Lösung der Erblichkeitsfrage von mir verlangen, an der wohl noch manche Generation von Naturforschern zu arbeiten haben wird. Kann man doch heute noch kaum wagen, auch nur den Versuch einer wirklichen Erklärung der Vererbung anzutreten. Aber Sie können von mir allerdings den Nachweis verlangen, dass überhaupt der Modus und die Quantität der Fortpflanzung in der specifischen Natur der Zelle selbst begründet ist und keineswegs etwa blos von ihrer Ernährung abhängt.

Virchow hat in seiner Cellularpathologie schon betont, dass die Zelle nicht nur ernährt wird, sondern dass sie sich aktiv ernährt. Nun! wenn es also von innern Zuständen der Zelle abhängt, ob sie dargebotene Nahrung aufnimmt, so muss es auch denkbar sein, dass innere Zustände vorkommen, durch welche sie verhindert wird, noch ferner Nahrung aufzunehmen und damit auch sich noch ferner durch Theilung zu vermehren.

Die moderne Embryologie gibt uns in der Eifurchung und in den auf sie folgenden Entwicklungserscheinungen zahlreiche Beispiele davon an die Hand, dass in den Zellen selbst der Grund ihrer Fortpflanzungsweise liegt. Warum theilt sich bei der Furchung gewisser Eier die eine Furchungshälfte noch einmal so rasch, als die andere, warum vermehren sich die Zellen des Ektoderm's oft so viel schneller, als die des Ento-

derm's, warum ist nicht nur das Tempo, sondern auch die Zahl der Zellen — soweit wir sie überhaupt verfolgen können — eine fest bestimmte? warum findet an jeder Parthie des Keims die Zellvermehrung in eigenthümlicher Stärke und Schnelligkeit statt, so dass grade solche Vorsprünge, Falten, Einstülpungen u. s. w. gebildet werden, wie sie zur Anlage der Organe, zur Differenzirung der Gewebe, schliesslich zum Aufbau des Embryo führen? Hier kann kein Zweifel sein, dass der Grund aller dieser Erscheinungen im Innern der Zellen selbst liegt, dass in der Eizelle selbst und in allen ihren Abkömmlingen die Tendenz zu ganz bestimmter, ich möchte sagen specifischer Art und Stärke der Vermehrung liegt. Und was hätten wir für einen Grund, diese anererbte Tendenz nur bis zur Herstellung des Embryo wirksam zu glauben? warum sollte sie in den Zellen des jungen Thiers und später des reifen nicht ebenso vorhanden sein? Geben uns doch die Erscheinungen der Vererbung, die bis in das späte Alter hinaufreichen, Zeugniss genug dafür, dass eine solche Tendenz zu specifischer Zellvermehrung auch dann noch immer maassgebend ist für die Gestaltung des Organismus.

Nur eine Consequenz aber von dieser Anschauung ist es, wenn man auch das Ende der in den Geweben residirenden Fortpflanzungstendenzen wesentlich auf innere Gründe bezieht, wenn man in dem normalen Tod des Organismus das von vornherein normirte, weil anererbte Ende des Zelltheilungs-

processes sieht, dessen Anfang die Furchung gewesen ist.

Gestatten Sie mir hier noch einen Vergleich zu ziehen! Der Organismus ist nicht nur der Zeit nach begrenzt, sondern auch dem Raum nach; er lebt nicht nur blos eine bestimmte Zeit lang, sondern er erreicht auch nur eine bestimmte Grösse. Viele Thiere sind lange vor ihrem natürlichen Ende ausgewachsen, und wenn man auch von manchen Fischen, Reptilien und niedern Thieren sagt, sie wüchsen, solange sie lebten, so ist darunter doch so wenig zu verstehen, dass sie ewig wachsen, als dass sie ewig leben könnten. Es ist überall eine Maximal-Grösse gesetzt, welche erfahrungsgemäss nicht überschritten wird; die Mücke erreicht niemals die Grösse des Elefanten, und der Elefant niemals die Grösse des Walfischs.

Worauf beruht dies? stellt sich etwa ein äusseres Hemmniss dem weitern Wachsthum entgegen? Gewiss nicht! Oder ein inneres?

Sie werden mir vielleicht darauf mit den gesetzmässigen Beziehungen zwischen Flächen- und Massenwachsthum antworten und es ist ja nicht zu läugnen, dass diese Verhältnisse in der That maassgebend sind für die Normirung der Körpergrösse. Ein Käfer kann nicht in der Grösse des Elefanten ausgeführt werden, weil er so nicht lebensfähig sein würde; allein ist dies der Grund, warum ein bestimmtes Individuum von Käfer die übliche Grösse seiner Art nicht überschreitet? Probirt gewissermaassen jedes Individuum erst, wieweit es wachsen darf, damit seine Verdauungsflächen noch hinreichend

resorbiren können zur Ernährung seiner Masse? oder hört es auf zu wachsen, weil seine Zellen in Folge der erreichten Grösse nicht mehr stark genug ernährt werden können? Die gelegentlich unter den Menschen vorkommenden Riesen beweisen, dass der Bauplan des Menschen auch in grösserem Maassstab, als dem gewöhnlichen ausführbar ist. Hinge überhaupt die Körpergrösse in erheblichem Betrag von der Ernährung ab, so müsste man ja Riesen und Zwerge künstlich machen können. Wir wissen aber im Gegentheil, dass die Körpergrösse sich sehr deutlich in den Familien forterbt, somit hauptsächlich auf Vererbung beruht beim einzelnen Individum, nicht auf Ernährung.

Alles deutet darauf hin, dass die Grösse des Individuums im Wesentlichen schon von vornherein bestimmt ist, dass sie schon in der Eizelle potentia enthalten ist, aus der das Individuum sich entwickelt.

Da wir nun ferner wissen, dass das Wachsthum des Thiers nur in geringem Grad auf dem Wachsthum der einzelnen Zelle, zumeist aber auf der Vermehrung der Zellen beruht, worauf anders könnte die Begrenzung des Wachsthums bezogen werden, als auf eine Normirung der Zellvermehrung nach Zahl und Tempo? Wie wollte man es anders erklären, dass das Thier aufhört zu wachsen, lange ehe es das physiologisch mögliche Maximum seiner Art erreicht hat und ohne dass zugleich seine Lebensenergie im Ganzen abnimmt?

In vielen Fällen wenigstens folgt die höchste physische Leistung, die Fortpflanzung, dem Grössenwachs-

thum erst nach, ein Umstand, der schon Johannes Müller bewogen hat, die Hypothese zur Erklärung des normalen Todes zurückzuweisen, welche besagt „dass die unorganischen Einwirkungen das Leben allmälig aufreiben". Wäre dies der Fall, so meint er, „dann müsste die organische Kraft vom Anfang eines Wesens an schon abzunehmen anfangen" — was sich doch nicht so verhält*).

Wenn nun aber weiter gefragt wird, wie kommt die Eizelle dazu, grade auf die Hervorbringung einer bestimmten — wenn auch in weiten Grenzen schwankenden — Zahl von Zellgenerationen normirt zu sein, so kann jetzt auf das Verhältniss der Fläche zur Masse, kurz auf die physiologischen Zweckmässigkeits-Verhältnisse verwiesen werden. Daraus dass eine bestimmte Grösse für die Ausführung eines bestimmten Bauplans am günstigsten war, ergab sich ein Selectionsprocess, der für jede Art zur Feststellung einer in weitern oder engeren Grenzen schwankenden Durchschnittsgrösse führte. Diese vererbt sich nun von Geschlecht auf Geschlecht, und die einmal festgestellte Norm liegt schon im Keim eines jeden Individuums.

Wenn sich dies nun so verhält — und ich glaube fast, dass nichts Wesentliches dagegen eingewandt werden kann —, so haben wir in der räumlichen Beschränkung des Individuums genau den analogen Vorgang vor uns, wie ich ihn der zeitlichen Begrenzung zu Grunde

*) Johannes Müller, Physiologie, Bd. I, p. 31. Berlin 1840.

legte, ja die letztere, die Lebensdauer, beruht sogar auf derselben Zellenwucherung, deren stürmischer Anfang zur Erreichung der Körpergrösse führte, die sich aber dann in mässigerem Tempo noch weiter fortsetzt. Auch im ausgewachsenen Thier geht die Zellfortpflanzung noch fort, aber sie übersteigt nicht mehr den Abgang an Zellen, sondern bildet zuerst eine Zeit lang noch den vollen Ersatz für dieselbe, um dann noch weiter herabzusinken. Der Abgang wird nun nicht mehr genügend ersetzt, die Gewebe funktioniren mangelhaft, der Tod bereitet sich vor und tritt endlich von einem der drei grossen sog. Atria mortis her ein.

Ich gebe natürlich vollständig zu, dass die thatsächliche Basis für diese Hypothese noch fehlt; es ist eine reine Annahme, dass die Altersveränderungen der Gewebe auf einem mangelnden Zellersatz beruhen, aber man wird zugeben, dass diese Annahme an Wahrscheinlichkeit gewinnt durch die Möglichkeit, die räumliche und zeitliche Begrenzung des Organismus aus einem Princip abzuleiten. Jedenfalls wird man nicht sagen können, die der Eizelle zugeschriebene Fähigkeit einer nach Zahl und Rhythmus normirten Zellfortpflanzung sei eine willkürliche Annahme. Die gleiche Durchschnittsgrösse einer Art beweist ihre Richtigkeit.

Ich habe bisher fast nur von Thieren gesprochen, kaum noch von Pflanzen. Ich würde es auch wohl dabei haben bewenden lassen müssen, wenn nicht zufällig grade jetzt eine Abhandlung von Hildebrand erschienen wäre, welche — wohl zum ersten Male — die

Lebensdauer der Pflanzen einer genauen Untersuchung unterzieht.

Das Hauptresultat, zu welchem der Verfasser gelangt ist, stimmt sehr gut zu den Ansichten, welche ich mir erlaubte, Ihnen heute darzulegen. Hildebrand zeigt nämlich, dass auch bei den Pflanzen die Lebensdauer keine unveränderliche Grösse ist, dass sie auch hier durch die Lebensbedingungen erheblich verändert werden kann. Er zeigt, dass im Laufe der Zeiten und unter veränderten Lebensbedingungen eine einjährige Pflanze zur perennirenden oder vieljährigen werden kann und umgekehrt eine mehrjährige zur einjährigen. Die äussern Momente, welche die Dauer beeinflussen, sind aber hier wesentlich andre, wie sich nicht anders erwarten lässt, wenn man die ganz verschiednen Existenzbedingungen von Pflanzen und Thieren erwägt. Während bei der Lebensdauer des Thiers die Zerstörung des reifen Individuums eine wesentliche Rolle spielt, sind die Pflanzen, wenn sie überhaupt einmal emporgewachsen sind, in ihrer Existenz ziemlich gesichert, ihre Hauptzerstörungsperiode fällt in ihre erste Jugend und hat somit wohl auf den Grad ihrer Fruchtbarkeit, nicht aber auf die Lebensdauer direkten Einfluss. Hier wirken mehr die klimatischen Verhältnisse, hauptsächlich der periodische Wechsel von Sommer und Winter, oder von Dürre und fruchtbarer Regenzeit entscheidend.

Leider gestattet die Zeit nicht, die interessanten Resultate Hildebrand's specieller darzulegen und diesen Vergleich näher durchzuführen.

Gemeinsam ist jedenfalls Pflanzen wie Thieren die

Abhängigkeit der Lebensdauer von den äussern Existenzbedingungen, gemeinsam ist ihnen, dass nur die höheren, die vielzelligen Formen mit ausgebildeter Arbeitstheilung den Keim des Todes in sich tragen, während die niedern, einzelligen Organismen noch potentia unsterblich und ewig sind; gemeinsam ist aber auch allen höheren Organismen der unsterbliche Kern der Propagationszellen, der freilich nur einen schwachen Trost dafür gewährt, dass das, was sich als Individuum fühlt, untergeht. Mit Recht spricht daher Johannes Müller in dem am Anfang meines Vortrags citirten Ausspruch nur von einem „Schein von Unsterblichkeit", mit welchem ein Individuum sich in das folgende fortsetzt. Was übrig bleibt, was Dauer hat, ist hier nicht das Individuum selbst, nicht der Zellkomplex, der sich als Ich fühlt und vorstellt, sondern eine seinem Bewusstsein fremde Individualität niederer Ordnung, eine einzelne, von ihm losgelöste Zelle.

Ich könnte hier schliessen, wenn ich mich nicht gern noch mit wenigen Worten vor einem Missverständniss schützen möchte.

Ich habe wiederholt von einer ewigen Dauer gesprochen, einerseits der einzelligen Organismen, andrerseits der Propagationszellen. Ich habe damit zunächst nur eine unserm menschlichen Auge unendlich erscheinende Dauer bezeichnen wollen. Es sollte damit der Frage nach dem tellurischen oder kosmischen Ursprung des irdischen Lebens nicht vorgegriffen werden. Von der Entscheidung dieser Frage aber würde es offenbar abhängen, ob wir die Fortpflanzungsfähigkeit

jener Zellen als wirklich ewig, oder nur als ungeheuer lang anzusehen haben, denn nur, was anfangslos ist, kann und muss auch endlos sein.

Die Annahme eines kosmischen Ursprungs hat nur dann Sinn, wenn man damit die Urzeugung überhaupt beseitigen zu können glaubt; eine blosse Verschiebung derselben auf irgend einen fernen Weltkörper würde unsre Einsicht nicht fördern. Man muss sich dann schon zu dem Satz: omne vivum e vivo entschliessen, zu der Vorstellung, dass Leben nur vom Leben kommt und von jeher gekommen ist, dass die organischen Körper ewig sind, wie die Materie überhaupt.

Die Erfahrung ist bis jetzt ausser Stande, hier zu entscheiden; weder wissen wir, ob Urzeugung den Anfang des Lebens auf der Erde bildete, noch haben wir irgend einen direkten Anhalt dafür, ob der Entwicklungsprocess der Lebewelt auf der Erde sein Ende in sich selbst trägt, oder ob ihm nur durch äussere Gewalt dereinst ein Halt geboten werden wird.

Ich bekenne, dass für mich die Urzeugung trotz aller Misserfolge, sie zu erweisen, immer noch ein logisches Postulat ist. Das Organische, als eine ewige Substanz, dem Unorganischen als einer gleichfalls ewigen Substanz an die Seite gestellt ist mir eine undenkbare Vorstellung und zwar deshalb, weil das Organische fortwährend ohne Rest in das Unorganische aufgeht. Wenn nur das Ewige, Unzerstörbare auch anfangslos ist, dann muss das Nichtewige, Zerstörbare einen Anfang gehabt haben. Nun ist aber das Organische gewiss nicht ewig und unzerstörbar in dem absoluten

Sinn, in welchem wir behaupten, dass die Materie ewig und unzerstörbar sei. Vielmehr können wir nach Willkür jedes organische Wesen tödten und zu unorganischer Masse auflösen. Es ist das keineswegs dasselbe, als wenn wir einem Stück Kreide ein Ende dadurch bereiten, dass wir es mit Schwefelsäure übergiessen; hier ändert sich nur die Form, die unorganische Materie bleibt; wenn wir einen Wurm mit Schwefelsäure übergiessen, oder einen Eichbaum verbrennen, so verwandeln sie sich nicht in ein andres Thier oder eine andre Pflanze, sondern sie verschwinden gänzlich als organische Wesen und lösen sich auf in unorganische Bestandtheile. Was aber gänzlich in unorganische Materie aufgehen kann, das muss auch aus ihr herstammen, muss seine endliche Wurzel in ihr haben. Das Organische könnte — so scheint mir — nur dann als ein Ewiges gelten, wenn es zwar wohl in seiner aktuellen Gestalt, nicht aber in seinem Wesen als Organisches zerstört werden könnte. Daraus würde folgen, dass das Organische einmal entstanden sein muss und weiter, dass es auch dereinst ein Ende haben wird. Danach müssten wir den einzelligen Organismen und den Propagations-Zellen der Metazoen und Metaphyten ewige Dauer der Fortpflanzungsfähigkeit im eigentlichen Sinn des Wortes absprechen, wenn wir ihnen auch — nach unserm Maassstab gemessen — eine ungeheuer lange Dauer zugestehen dürfen.

Doch wer will sagen, er habe in diesen schwierigen, letzten Fragen das Richtige getroffen? und wenn es selbst so wäre, wer könnte glauben, damit das Räthsel des Lebens gelöst zu haben? Stände es fest, dass einst

Urzeugung stattgefunden haben muss, so stellte sich sofort die neue Frage ein, wie war sie möglich? wie ist es zu denken, dass die uns todt scheinende unorganische Materie zu den wunderbaren Combinationen des lebenden Protoplasmas zusammentrat, zu jenem geheimnissvollen Stoff, der Fremdes aufnehmen und in seine eigne Substanz umwandeln, der wachsen und sich vermehren kann?

So stossen wir denn — wie auf allen Gebieten menschlicher Forschung — so auch bei der Frage nach Leben und Tod zuletzt auf Probleme, die uns für jetzt wenigstens noch unlösbar gegenüberstehen. Doch nicht der Besitz der vollen Wahrheit, sondern das Forschen nach ihr ist unser Theil, befriedigt, erfüllt unser Leben, ja beseligt.

ANHANG.

ZUSÄTZE UND NACHWEISE.

1. Lebensdauer der Vögel.

Hierüber ist weniger Sicheres bekannt, als man glauben sollte, wenn man die Menge von Ornithologen, ornithologischen Vereinen und Zeitschriften in Betracht zieht. Allerdings war es für mich unmöglich und auch für meinen Zweck unnöthig, alle Notizen, die darüber hier und da zerstreut vorhanden sein mögen, aufzusuchen und es gibt deren gewiss noch viele, die mir unbekannt geblieben sind; aber eine Zusammenstellung der bekannten und sicheren Beobachtungen scheint noch zu fehlen und so darf es vielleicht als ein kleiner Anfang dazu betrachtet werden, wenn ich die wenigen Daten, welche mir zugänglich waren, hier folgen lasse:

Die kleineren Singvögel leben 8 — 18 Jahre und zwar die Nachtigall in Gefangenschaft höchstens 8 Jahre (nach Andern auch länger), die Amsel in Gefangenschaft 12 Jahre, im Freien Beide länger. Eine „Bastardnachtigall nistete 9 Jahre nacheinander in demselben Garten“ (Naumann, Vögel Deutschlands p. 76).

Kanarienvögel halten in Gefangenschaft 12 — 15 Jahre aus (Naumann p. 76).

Raben sollen in Gefangenschaft gegen 100 Jahre ausgedauert haben (Naumann Bd. I, p. 125).

Elstern halten 20 Jahre in Gefangenschaft aus, leben im Freien „ohne Zweifel“ viel länger (l. c. p. 346).

Papageyen „wurden in Gefangenschaft 100 Jahre alt und darüber“ (l. c. p. 125).

Der Kukuk; das im Text angeführte Beispiel, in welchem ein Exemplar 32 Jahre lang beobachtet wurde, findet sich bei Naumann p. 76.

Das Haushuhn lebt 10—20 Jahre, der Goldfasan 15 Jahre, der Truthahn 16 Jahre (Oken, Naturgeschichte, Vögel p. 387).

Die Taube lebt 10 Jahre (ebendaselbst).

Der Steinadler; „im Jahr 1719 starb in Wien ein solcher, der 104 Jahre vorher gefangen worden war“ (Brehm, Leben der Vögel p. 72).

Ein Falke (die Art ist nicht angegeben) soll 162 Jahre alt geworden sein (Knauer, siehe: „Der Naturhistoriker“ Wien, Jahrgang 1880).

Ein weissköpfiger Geyer, der 1706 gefangen worden war, starb in der Menagerie zu Wien (Schönbrunn) im Jahr 1824, lebte also 118 Jahre in Gefangenschaft (ebendaselbst).

Das Beispiel vom Lämmergeyer, welches im Text angeführt ist, steht bei „Schinz“ Vögel der Schweiz p. 196.

Die Saatgans; nach Naumann (l. c. p. 127) „muss sie 100 Jahre alt werden und darüber“ (wirkliche Beweise dafür fehlen aber noch); in Gefangenschaft wurde eine, die angeschossen war, 17 Jahre lang gehalten.

Schwäne „sollen 300 Jahre gelebt haben“(?) (Naumann l. c. p. 127).

Es leuchtet ein, dass Beobachtungen über die Lebensdauer der Vögel im Freien nur selten gemacht werden können, ja meistens Glücksfälle sind, die nicht provocirt wer-

den können; um so mehr wäre es zu wünschen, dass alle derartigen Fälle gesammelt würden.

Nachdem indessen einmal die Bedeutung des langen Lebens für die Vögel klar gelegt ist, als eine Compensation ihrer geringen Fruchtbarkeit und der enormen Zerstörung ihrer Brut, wird man auch, ohne die Lebensdauer einer Art direkt beobachtet zu haben, dieselbe ungefähr wenigstens erschliessen können, wenn man die Fruchtbarkeit der Art und ihre Zerstörungsziffer kennt; in Bezug auf letztere kann freilich auch meist nur eine ganz ungefähre Schätzung stattfinden.

Wenn man z. B. hört, welch kolossale Massen von Meervögeln auf den Felseninseln und Klippen der nördlichen Meere im Sommer brüten, und zugleich weiss, dass fast alle diese Vögel jährlich nur ein, höchstens zwei Eier legen und einer sehr starken Zerstörung ihrer Brut ausgesetzt sind, so ist man zu dem Schluss berechtigt, dass dieselben ein sehr langes Leben besitzen, also sehr oft das Brutgeschäft wiederholen können. Denn ihre Zahl vermindert sich nicht; Jahr für Jahr bedecken unschätzbare Mengen dieser Vögel die Felswände von unten bis oben, Millionenweise sitzen sie dort zusammen und erheben sich, wenn aufgescheucht, gleich einer enormen dichten Wolke in die Luft. Selbst an solchen Stellen, welche alljährlich vom Menschen ausgebeutet werden, scheint ihre Zahl nicht merklich abzunehmen, vorausgesetzt, dass die Vögel dadurch nicht allzusehr beunruhigt und dadurch veranlasst werden, andere Brutplätze aufzusuchen. Auf der kleinen schottischen Insel St. Kilda werden alljährlich über 20,000 Junge und eine Unzahl von Eiern des grossen Tölpels (Sula) vom Menschen gesammelt und obgleich dieser Vogel nur 1 Ei jährlich legt und 4 Jahre braucht, um heranzuwachsen, so vermindert

sich seine Zahl dort dennoch nicht[1]). „Von den Brutplätzen der Insel Sylt werden alljährlich etwa 30,000 Möven- und 20,000 Seeschwalbeneier ausgeführt“[2]), und es scheint, dass auch hier bei „planmässigem“, ein Vertreiben der Vögel vermeidendem Einsammeln keine Verminderung derselben bisher eingetreten ist.

Die Zerstörung der Brut bei den hochnordischen Vögeln geht übrigens durchaus nicht blos vom Menschen aus, sondern von den verschiedensten Raubthieren, Säugethieren, wie Vögeln; ja die Masse der sich auf den Klippen drängenden Vögel bringt allein schon vielen Jungen und Eiern den Untergang, indem sie vom Felsen hinabgedrängt werden; nach Brehm ist der Fuss eines solchen Vogelbergs stets „mit Blut und Leichen bedeckt“.

Solche Vögel müssen also ein hohes Alter erreichen, sonst wären sie längst ausgestorben; das Minimum von Lebensdauer, welches die Art zu ihrer Erhaltung fordert, ist ein hohes.

2. Lebensdauer der Säugethiere.

Die im Text enthaltenen Angaben hierüber sind verschiednen Quellen entnommen, theils Giebel's „Säugethieren“, theils Oken's Naturgeschichte, theils Brehm's „Illustrirtem Thierleben“ und einem Aufsatz von Knauer im „Naturhistoriker“, Wien 1880.

3. Lebensdauer der reifen Insekten.

Was mir darüber an sicheren Daten bekannt ist, folgt hier in kurzer Zusammenstellung. Ich sehe dabei natürlich ganz ab von der scheinbaren Verlängerung des Imago-

1) Oken, Naturgeschichte, Stuttgart 1837, Bd. IV, Abth. 1.
2) Brehm, Leben der Vögel, p. 278.

Lebens durch Winterschlaf. Es gibt fast in allen Insekten-Ordnungen Arten, welche im Herbst ausschlüpfen, aber erst im nächsten Frühjahr sich fortpflanzen. Diese Zeit der Ueberwinterung kann nicht als eigentliches Leben gerechnet werden; entweder ist dasselbe hier durch Gefrieren des Thieres momentan ganz aufgehoben (Anabiose Preyer)[1], oder es ist doch nur eine vita minima mit Herabsetzung des Stoffwechsels auf das äusserste Minimum.

Das Folgende macht durchaus nicht den Anspruch, Alles oder auch nur das Meiste von dem zu enthalten, was in der ungeheuern entomologischen Litteratur zerstreut zu finden sein könnte und noch viel weniger Alles, was einzelne Entomologen darüber privatim wissen; es kann deshalb nur als ein erster Versuch betrachtet werden, als ein Kern, um den sich die Hauptmasse von Thatsachen erst später ansammeln soll. Ueber die Larvendauer ist es nicht nöthig, specielle Angaben anzuführen, da hierüber in allen entomologischen Werken viele und genaue Beobachtungen niedergelegt sind.

I. Orthopteren.

Gryllotalpa. Die Eier werden im Juni oder Juli gelegt, nach 2—3 Wochen schlüpfen die Jungen aus, überwintern und sind im Mai oder Juni geschlechtsreif. „Wenn das Weibchen seine Eier gelegt hat, fällt sein Leib zusammen und seine Lebenszeit erstreckt sich dann nicht mehr viel über einen Monat.“ — „Nachdem aber dergleichen Weiblein älter oder jünger sind, nachdem bleiben sie auch länger am Leben und daher werden einige derselben auch noch im Herbst gefunden“ (Rösel, Insektenbelustigungen,

1) „Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme“, Populäre Vorträge, Berlin 1880; siehe den „Anhang“.

Bd. II, p. 92). Rösel glaubt, dass das Weibchen die Eier bis zum Ausschlüpfen bewache, woraus sich dann allerdings sein Ueberleben der Eiablage um einen Monat sehr gut erklärte. Ob die Männchen früher sterben, wird nirgends erwähnt.

Gryllus campestris, ist im Mai reif und singt von Juni bis in den Oktober, „wo sie sämmtlich sterben" (Oken, Naturgeschichte, Bd. II, Abth. 3, p. 1527). Schwerlich leben die einzelnen Individuen während des ganzen Sommers, wahrscheinlich greifen hier, wie bei Gryllotalpa, die Lebenszeiten der früher und später reifenden Individuen übereinander.

Locusta viridissima und verrucivora wird Ende August reif, legt in der ersten Hälfte des September die Eier in die Erde und stirbt dann. Wahrscheinlich lebt das einzelne Weibchen im reifen Zustand nicht über vier Wochen. Ob die Männchen bei dieser und andern Locustiden kürzer leben, ist nicht bekannt.

Locusta cantans fand ich zahlreich von Anfang bis gegen Ende September; die gefangenen starben nach der Eiablage; wahrscheinlich leben die Männchen kürzer, da sie gegen und nach Mitte September sehr viel seltner sind, als die Weibchen.

Acridium migratorium, „nach dem Legen sterben sie" (Oken, Naturgeschichte).

Termes, die Männchen leben wahrscheinlich nur kurz, doch fehlen noch Versuche darüber, die Weibchen „scheinen mitunter 4—5 Jahre zu leben", wie ich einer brieflichen Mittheilung von Herrn Dr. Hagen in Cambridge Mass. entnehme.

Ephemeriden. Ueber Ephemera vulgata sagt Rösel (Insektenbelustigungen Bd. II, der Wasserinsekten 2[te] Klasse, p. 60 u. f.): „Ihr Flug fängt mit Untergang der Sonne an

und endigt sich noch vor Mitternacht, wann der Thau zu steigen anfängt." — „Die Paarung geschieht meist Nachts und dauert nur kurz. Sobald diese Insekten ausgeschlüpft sind (Nachmittags oder Abends), so sieht man sie zu Tausenden fliegen; sie paaren sich sogleich und sind des andern Tages alle todt. Doch währt ihr Ausschliefen mehrere Tage, so dass, wenn der gestrige Schwarm todt ist, man heute gegen Abend einen neuen aus dem Wasser kommen sieht." — „Sie lassen ihre Eier nicht nur ins Wasser fallen, sondern wo sie sich hinsetzen, Bäume, Busch, Erde. Vögel, Forellen und alle Fische stellen ihnen nach."

Herr Dr. Hagen schreibt mir:

„Nur bei einigen Arten ist das Leben so kurz; so bei Palingenia, wo die Weibchen nicht einmal die Häutung der Subimago abwarten, — ich denke, es ist noch nie eine Imago gesehen worden. Das Imago-Männchen, oft noch mit halber Subimago-Haut, begattet das Subimago-Weibchen und sofort wird der Inhalt beider Ovarien ausgestossen und das Leben ist zu Ende; es ist wohl möglich, dass die Geburt sogar durch Ruptur der Bauchsegmente erfolgt.

Libellula. „Alle Libellen leben als Imago Wochen lang und sind nicht gleich, sondern erst nach einigen Tagen begattungsfähig."

Lepisma saccharina; ein Individuum lebte 2 Jahre lang in einer Pillenschachtel, ob von Lycopodium-Staub oder ganz ohne Nahrung?[1])

II. Neuropteren.

Phryganiden „leben im Imago-Zustand — wahrscheinlich, ohne Nahrung zu sich zu nehmen — gewiss eine Woche, wenn nicht mehr" (briefliche Mittheilung von

1) Entomolog. Mag. Vol. I, p. 527. (1833.)

Hrn. Dr. Hagen). Phryganea grandis enthält nach neuesten Untersuchungen[1]) niemals Nahrung im Darm, meist Luft, so dass der vordere Theil des Chylusmagens ganz aufgebläht davon ist.

III. Strepsipteren.

Die Larve braucht zu ihrer Entwicklung etwas weniger Zeit, als die Bienenlarve, in die sie sich eingebohrt hat; Puppendauer 8—10 Tage. Die heftig umherflatternden Männchen leben nur 2—3 Stunden, die Weibchen jedenfalls mehrere Tage; möglicherweise lassen sie sogar die Begattung erst zu, wenn sie 3—5 Tage alt sind; die lebendig gebärenden Weibchen scheinen nur ein Mal Junge zu produciren und dann abzusterben; bekanntlich steht es noch nicht fest, ob sie sich etwa auch durch Parthenogenese fortpflanzen. (Siehe v. Siebold, Ueber Paedogenesis der Strepsipteren, Zeitschr. f. wissensch. Zool. Tom. XX. 1870).

IV. Hemipteren.

Aphis; Bonnet (Observations sur les Pucerons, Paris 1745) hielt ein parthenogenetisches Weibchen von Aphis evonymi von Geburt an 31 Tage, während welcher es 95 Junge hervorbrachte; Gleichen hielt parthenogenetische Weibchen von Aphis mali 15—23 Tage lang.

Aphis foliorum ulmi.

Die Stammmutter einer Kolonie, die im Mai aus dem überwinterten Ei schlüpft, ist Ende Juli 2‴ lang, lebt also mindestens $2^1/_2$ Monate. (De Geer, Abhandlungen zur Geschichte der Insekten, 1783. III, p. 53.)

Phylloxera vastatrix; die Männchen sind blos „ephemere Geschlechtsorganismen, es fehlt ihnen Rüssel und

1) Imhof, Beiträge zur Anatomie der Perla maxima. Inaug. Diss. Aarau 1881.

Darm und sie sterben sofort nach der Befruchtung der Weibchen.

Pemphigus terebinthi, sowohl männliche, als weibliche Geschlechtsthiere sind flügellos und ohne Rüssel, können keine Nahrung aufnehmen und leben in Folge dessen nur ganz kurz, viel kürzer als die parthenogenetischen Weibchen derselben Art. (Derbès, Note sur les aphides du pistachier térébinthe, Ann. scienc. nat. Tom. XVII, 1872.)

Cicaden; trotzdem viele ausführliche Beschreibungen der Lebensgeschichte der Cikaden aus dem vorigen und vorletzten Jahrhundert existiren, konnte ich doch nur über eine Art einigermaassen bestimmte Angaben über die Lebensdauer des reifen Insektes finden. P. Kalm sagt von der nordamerikanischen Cicada septemdecim, die zuweilen in ungeheuren Massen auftritt, dass „nach 6 Wochen alle verschwunden waren" und Hildreth gibt die Lebensdauer der Weibchen auf 20—25 Tage an. Dies stimmt auch ganz wohl damit, dass die Cikaden mehrere Hundert Eier (Hildreth gibt an: 1000) ablegen, von denen je 16—20 in einen ins Holz gebohrten Kanal geschoben werden; die Weibchen brauchen also Zeit zur Eiablage. (Oken, Naturgeschichte, 2ter Bd. 3te Abtheilung p. 1588 u. f.)

Acanthia lectularia; über die Bettwanze liegen keine Beobachtungen vor, aus welchen die normale Lebensdauer zu entnehmen wäre; dagegen mancherlei Angaben, welche zeigen, dass sie ungemein lebenszäh sind, wie es für Parasiten wünschenswerth ist, deren Nahrungsaufnahme und dadurch auch deren Wachsthum und Fortpflanzung den grössten Unregelmässigkeiten ausgesetzt ist. Sie können unglaublich lange hungern und die höchsten Kältegrade ertragen. Leunis (Zoologie p. 659) erzählt von einem in eine Schachtel eingesperrten und dort vergessenen Weibchen,

welches nach 6 Monaten Hungerns nicht nur noch lebte, sondern sogar von einem Kranz ebenfalls lebender Jungen umgeben war. Gözo fand Wanzen in den Vorhängen eines alten, 6 Jahre lang nicht benutzten Bettes; „sie sahen aber aus, wie weisses Papier“; ich habe selbst einen ähnlichen Fall beobachtet; die ausgehungerten Thiere waren ganz durchsichtig. De Geer stellte Wanzen in dem kalten Winter 1772 (bis — 33° C.) in ein ungeheiztes Zimmer; sie brachten den ganzen Winter in Erstarrung zu, lebten aber dennoch im Mai wieder auf. (De Geer Bd. III, p. 195 und Oken, Naturgeschichte, 2. Bd. 3. Abth. p. 1613.)

V. Dipteren.

Pulex irritans; vom Floh sagt Oken (Naturgesch. Bd. 2, Abth. 2, p. 759): „sind die Eier gelegt, so erfolgt der Tod nach 2 oder 3 Tagen, wenn man sie auch gleich Blut saugen lässt“. Wie lange der Floh lebt vom Ausschlüpfen aus der Puppe bis zur Begattung resp. Eiablage, ist nicht angegeben.

Sarcophaga carnaria, die weibliche Fliege, stirbt 10—12 Stunden nach dem Ausschlüpfen der lebendiggeborenen Jungen; die Zeit vom Ausschlüpfen aus der Puppe bis zur Geburt der Jungen wird nicht angegeben. (Oken nach Réaumur Mém. p. s. à l'hist. Insectes. Paris 1740—48. IV.

Musca domestica, die gemeine Stubenfliege, beginnt mit der Eiablage im Sommer 8 Tage nach dem Ausschlüpfen; sie legen mehrmals. (v. Gleichen, Geschichte der gemeinen Stubenfliege, Nürnberg 1764.)

Eristalis tenax. Diese grosse Fliege lebt bekanntlich als Larve in Mistjauche und wurde schon von Réaumur als Rattenschwanzlarve beschrieben und abgebil-

det. Ich hielt ein kürzlich ausgeschlüpftes Weibchen vom 30. August bis zum 4. Oktober in einem geräumigen mit Gaze verschlossenen Glase. Das Thier lernte sich sehr bald in seinem Gefängniss geschickt umher bewegen, ohne Fluchtversuche zu machen; es summte lustig in Spiraltouren umher und nährte sich reichlich von dem dargebotenen Zuckerwasser. Vom 12. September an aber schwärmte es nicht mehr umher, sondern flog nur, wenn es aufgescheucht wurde kurze Strecken weit. Ich glaubte schon, dass sein Ende herannahe, allein die Sache klärte sich in andrer Weise auf; die Fliege legte am 26. September ein grosses Packet Eier ab und am 29. ein zweites ebenso grosses. Vermuthlich verhindert die Schwere der in Massen reifenden Eier das Thier an ausdauerndem Flug. Die Eiablage ist aller Wahrscheinlichkeit nach hier bedeutend verzögert worden, weil die Begattung ausblieb. Am 4. Oktober erfolgte der Tod, die Fliege hatte also 35 Tage gelebt. Leider konnte ich den Gegenversuch, wie lange ein mit Männchen versehenes Weibchen lebt, bisher nicht anstellen.

VI. Lepidopteren.

Ueber diese Ordnung verdanke ich besonders den Herren W. H. Edwards in Coalburgh, W. Virginia und Hofrath Dr. Speyer in Rhoden werthvolle briefliche Notizen [1]).

Ueber die Lebensdauer der Imagines im Allgemeinen schreibt mir der Letztere:

„Es ist mir unwahrscheinlich, dass irgend ein Schmetterling im Imago-Zustand ein volles Jahr am Leben bleibt. Im August kommen überwinterte Stücke nur als Seltenheiten

1) Anm. Herr Edwards hat inzwischen diese mir brieflich gemachten Angaben mit ausführlichen Belegen publicirt. Siehe: „On the length of life by butterflies.“ Canadian Entomologist 1881, p. 205.

vor (bei spätem Eintritt der Sommerwärme); so einmal eine ganz verflogene Vanessa cardui (Entomolog. Nachrichten, 1881, p. 146).

Auf meine Frage, ob es feststehe, dass gewisse Falter keinerlei Nahrung, auch keine Flüssigkeit zu sich nehmen, oder überhaupt keine Mundöffnung mehr besitzen, was als ein Zeichen äusserster Anpassung der Lebensdauer an die einmalige und rasche Eiablage zu betrachten wäre, antwortete mir Herr Dr. Speyer:

„Die flügellosen Weibchen der Psychiden scheinen gar keine Mundöffnung zu haben, wenigstens konnte ich bei Psyche unicolor (graminella) keine solche finden; sie verlassen auch den Sack vor dem Tode nicht, nehmen also gewiss nicht einmal Wasser zu sich. Dasselbe ist der Fall mit den flügellosen Weibchen von Heterogynis, mit Orgyia ericae und wohl mit allen Weibchen der Gattung Orgyia s. str.; wahrscheinlich auch bei Heterogynis- und Psyche-Männchen (nach getrockneten Exemplaren). „Ich habe nie bemerkt, dass die bei Tage fliegenden Saturniden, Bombyciden und andere rüssellose Falter sich an feuchten Stellen niedergelassen oder sonst wässrige Stoffe geleckt hätten und bezweifle, dass sie es thun. Leckorgane scheinen sie nicht zu besitzen.“

Auf meine Frage, ob es für irgend welche Schmetterlinge festgestellt sei, dass die beiden Geschlechter eine verschiedene Lebensdauer besitzen, erwiederte Herr Dr. Speyer, dass ihm darüber keine Beobachtungen bekannt seien.

Bestimmte, auf direkter Beobachtung einzelner Individuen basirte Beobachtungen über die Lebensdauer von Schmetterlingen besitze ich nur die folgenden [1]):

1) Anm. Wo keine Quelle angegeben ist, rührt die Beobachtung von mir selbst her.

Pieris napi var. Bryoniae ♂ und ♀ im Freien gefangen, lebten noch 10 Tage im Zwinger und wurden dann getödtet.

Vanessa Prorsa lebten 10 Tage im Zwinger als Maximum.

Vanessa Urticae lebte 10—13 Tage im Zwinger.

Papilio Ajax. Nach brieflicher Mittheilung von Herrn W. H. Edwards hat das Weibchen beim Ausschlüpfen noch ganz unreife Eier und lebt etwa 6 Wochen (abgeschätzt nach dem ersten Erscheinen und dem Verschwinden der betreffenden Generation)[1]). Die Männchen leben am längsten und fliegen noch sehr zerfetzt und abgeflogen. Selten sieht man ein abgeflogenes Weibchen, „ich glaube, die Weibchen leben nicht lange nach Ablage ihrer Eier, doch werden sie sicher mehrere Tage, sehr wahrscheinlich sogar 2 Wochen mit Eierlegen beschäftigt sein."

Lycaena violacea; die erste Brut dieser Art lebt nach Edwards höchstens 3—4 Wochen.

Smerinthus Tiliae, ein am 24. Juni gefangenes, frisch ausgeschlüpftes Weibchen, befand sich am 29. in coitu, legte Eier (etwa 80) am 1. Juli und war am 2. Juli todt; lebte also 9 Tage und überlebte die Eiablage nur um 1 Tag; nahm keine Nahrung zu sich während dieser Zeit.

Macroglossa stellatarum, ein Weibchen im Freien gefangen und schon begattet, lebte im Zwinger vom 28. Juni bis 4. Juli und legte während dem stets einzeln Eier ab, im Ganzen etwa achtzig, dann verschwand es und muss gestorben sein, obgleich es in dem mit Gras bewachsenen grossen Zwinger nicht aufgefunden wurde.

1) Anm. In der oben citirten, seither gedruckten Abhandlung kommt Edwards nach genauer Erwägung aller seiner Notizen zu der Lebensdauer von nur 3—4 Wochen.

Saturnia pyri, ein am 24. oder 25. April ausgeschlüpftes Paar blieb vom 26. an bis zum 2. Mai in coitu, also 6—7 Tage, dann legte das Weibchen eine grosse Menge Eier und starb.

Psyche graminella; die auf Begattung angewiesenen Weibchen leben mehrere Tage, und falls die Begattung nicht erfolgt, bis über eine Woche (Speyer).

Solenobia triquetrella „die parthenogenetische Form, bei der ich in Oken's Isis schon 1846, p. 30 die Parthenogenesis bestimmt nachwies, legt bald nach dem Ausschlüpfen ihre gesammten Eier in den verlassnen Sack, fällt dann ganz eingeschrumpft von demselben herab und ist nach einigen Stunden todt. Das nicht parthenogenetische Weibchen derselben Art bleibt dagegen mehrere Tage hindurch ruhig sitzen, um die Begattung abzuwarten und lebt länger als eine Woche, wenn diese nicht erfolgt". „Die parthenogenetischen Weibchen leben kaum einen Tag und ebenso ist es mit den parthenogenetischen Weibchen einer andern Art von Solenobia (inconspicuella?)." (Briefliche Notiz von Herrn Dr. Speyer).

Psyche calcella O.; auch die Männchen leben sehr kurz; „solche, die Abends ausgeschlüpft waren, fanden sich am folgenden Morgen todt und mit abgeflogenen Flügeln am Boden ihres Zwingers. (Dr. Speyer.)

Eupithecia sp. (Geometride) „kann 3—4 Wochen bei guter Fütterung in Gefangenschaft gehalten werden; die Männchen begatten die Weibchen mehrmals und diese legen noch Eier, wenn sie schon völlig matt und zum Kriechen und Fliegen unfähig geworden sind." (Dr. Speyer).

Aus dieser kleinen Reihe von Beobachtungen werden wohl die im Text gezogenen Schlüsse und abgeleiteten An-

schauungen hinlänglich gestützt erscheinen. Doch wäre hier offenbar noch sehr Vieles zu thun und es müsste für einen Lepidopterologen ein äusserst dankbares Feld sein, sichere Beobachtungen über die Lebensdauer verschiedner Schmetterlinge anzustellen und sie in Beziehung zu setzen mit den Lebensbedingungen, der Art der Eiablage, der Verkümmerung der Flügel, der äussern Mundtheile oder gar der Verwachsung des Mundes selbst, falls diese wirklich hier vorkommt, wie es ja bei gewissen Blattläusen bestimmt der Fall ist.

VII. Coleopteren.

Melolontha vulgaris; Maikäfer, welche ich in einem luftigen Zwinger bei stets frischem Futter und hinreichender Feuchtigkeit hielt, lebten nicht über 39 Tage. Von 49 Käfern lebte nur ein Weibchen so lange, ein anderes lebte 36 Tage, ein drittes 35 Tage, zwei Weibchen nur 24 Tage, alle andern kürzer. Von den Männchen lebte nur eins 29 Tage. Alle diese Zahlen bleiben um einige Tage hinter der wirklichen Maximaldauer des Lebens zurück, da die Käfer im Freien gefangen wurden, also mindestens einen Tag schon gelebt hatten; doch kann die Differenz nur gering sein, da unter 49 Käfern nur drei Weibchen 35—39 Tage ausdauerten und nur 1 Männchen 29 Tage; alle früher Gestorbenen werden solche gewesen sein, die schon vor dem Einfangen längere Zeit gelebt hatten.

Eine exakte Anstellung des Versuchs mit überwinterten Puppen würde ergeben, ob die Lebensdauer der Männchen wirklich etwa 10 Tage kürzer ist, als die der Weibchen, oder ob hier der Zufall seine Hand mit im Spiele hatte. So viel konnte ich feststellen, dass der Coitus von beiden Geschlechtern öfters wiederholt wird. Ein Paar,

welches am 17. in Begattung angetroffen worden war, trennte sich am Abend, befand sich aber am Morgen des 18. wieder in coitu, um sich Mittags wieder zu trennen. Ein Paar wurde am 22. und wieder am 26. in coitu getroffen.

Bei verschiedenen Exemplaren beobachtete ich das Absterben. Mehrere Tage vorher wird das Thier schon träg, fliegt nicht mehr, hört mit Fressen auf und kriecht zuletzt nur noch auf Anstossen. Dann fällt es auf den Boden und bleibt liegen, scheinbar todt, bewegt aber auf Reizung und eine Zeit lang auch von selbst noch die Beine. Der Tod tritt ganz allmälig ein, von Zeit zu Zeit erfolgt noch eine langsame Bewegung eines Beins, endlich nach mehreren Stunden hört jedes Lebenszeichen auf.

Nur in einem Fall fand ich Bakterien in grosser Menge im Blut, wie in den Geweben, bei den übrigen frisch Gestorbenen fiel mir nur eine grosse Trockenheit der Gewebe auf.

Carabus auratus; ein Versuch mit einem am 27. Mai gefangenen Käfer ergab nur 14 Tage Lebensdauer, was vermuthlich zu kurz ist, denn man sieht die Käfer im Freien von Ende Mai bis Anfang Juli.

Lucanus cervus; im Freien gefangene und in Gefangenschaft mit Zuckerwasser gefütterte Männchen habe ich nicht über 14 Tage am Leben erhalten, manche kürzer. Bekanntlich erscheint der Käfer nur im Juni und Juli, lebt also gewiss nicht viel länger als einen Monat, wie denn überhaupt viele Käfer, nur in bestimmten Monaten gefunden werden, also etwas kürzer leben werden, als ihre Erscheinungszeit dauert. Genauere Angaben, besonders auch über etwaige Verschiedenheiten in der Lebensdauer der Geschlechter sind mir nicht bekannt.

In der Litteratur existiren hier und da zerstreut An-

gaben über auffallend langes Leben von Käfern; Hr. Dr. Hagen in Cambridge Mass. hatte die Freundlichkeit, mich auf mehrere derselben aufmerksam zu machen und mir eigne Beobachtungen darüber mitzutheilen:

Cerambyx Heros; 1 Exemplar lebte in Gefangenschaft vom August bis in den Februar des folgenden Jahres [1]).

Saperda Carcharias; 1 Exemplar lebte vom 5. Juli bis zum 24. Juli des folgenden Jahres [1]).

Buprestis splendens; 1 Exemplar wurde lebend in London aus einem Pult herausgeschnitten, der 30 Jahre lang in einem Comptoir gestanden hatte, dessen Holz also vor seiner Verarbeitung schon die Larve enthalten haben muss [1]).

Blaps mortisaga; 1 Exemplar blieb 3 Monate am Leben, 2 andere 3 Jahre.

Blaps fatidica, 1 Exemplar wurde in einer Schachtel vergessen und lebte noch, als nach 6 Jahren dieselbe geöffnet wurde.

Blaps obtusa; 1 Exemplar lebte $1^1/_2$ Jahr in Gefangenschaft.

Eleodes grandis und dentipes; 8 aus Californien stammende Käfer wurden von Herrn Dr. Gissler in Brooklyn 2 Jahre lang ohne Futter in Gefangenschaft gehalten, dann schickte sie dieser an Hrn. Dr. Hagen, bei welchem sie noch ein Jahr aushielten.

Goliathus cacicus; 1 Exemplar lebte im Gewächshaus 5 Monate.

Herr Dr. Hagen schreibt mir ausserdem: „Bei den über 1 Jahr lebenden Käfern, Blaps, bei Ameisen, Pasima-

---

1) Entomolog. Mag. Vol. I, p. 527 (1823).

chus (Carabide) findet man unter je 100 Stück etwa 30, bei welchen die ganze Cuticula matt und abgenutzt ist, rissig, und bei welchen die grossen Mandibeln so stark aufgebraucht sind, dass früher Arten darauf gegründet wurden; die Mandibeln sind oft bis auf die Hypodermis abgenutzt."

Nach diesen mir vorliegenden Daten möchte ich glauben, dass es Käfer gibt, die normaler Weise mehrere Jahre leben, so vor Allem die Blapiden. Doch ist es mir sehr wahrscheinlich, dass hier noch etwas Anderes mitspielt, nämlich eine Vita minima, eine Art von Scheintodt, die ich als Hungerschlaf, nach Analogie von Winterschlaf bezeichnen möchte, ein Herabsinken der Lebensprocesse auf ein Minimum in Folge fehlender Ernährung. Man schreibt den Winterschlaf gewöhnlich blos der Kälte zu, die Insekten sollen durch niedere Temperatur zum Scheintodt erstarren. Nicht bei allen Insekten wirkt indessen die Kälte in dieser Weise. Bei den Bienen z. B. sinkt zwar im Anfang des Winters auch die Lebhaftigkeit der Thiere bedeutend herab, wenn aber dann die Kälte noch steigt, so werden die Bienen wieder lebhaft, rennen im Stock umher, „suchen sich durch Bewegung zu erwärmen", wie die Bienenzüchter sagen und erhalten sich so am Leben. Wird der Frost zu stark, so sterben sie. In den Tropen fällt die Zeit des Schlafes für viele Thiere in die Zeit der grössten Hitze und Dürre. — Demnach kann der Organismus auf verschiedene Weise in diesen Zustand der Vita minima versetzt werden und die Annahme, dass dies bei gewissen Insekten auch durch Hungern geschehen könne, hat an und für sich nichts Befremdendes. Ob sie richtig ist, müssen exact angestellte Versuche lehren, wie ich deren einige begonnen habe. Die Thatsache, dass einzelne Käfer mehrere (bis 6!) Jahre lang ohne Nahrung am Leben blieben, lässt

sich übrigens kaum anders auslegen, da gerade diese Käfer unter normalen Verhältnissen reichlich Nahrung zu sich nehmen und es undenkbar ist, dass sie im Stande sein sollten, Jahre lang ohne Nahrung zu leben, wenn der Stoffwechsel dabei seine normale Energie behauptete.

Ein sehr schönes Beispiel dafür, dass Langlebigkeit durch Verlängerung der Fortpflanzungsperiode hervorgerufen werden kann, theilt mir Herr Dr. Adler in Folgendem mit: „Vor drei Jahren beobachtete ich zufällig, dass bei Chrysomela varians eine ovovivipare Fortpflanzung besteht, eine Thatsache, die, wie ich später erfuhr, schon von einem Entomologen entdeckt war.“

„Das Ei durchläuft im Ovarium die ganze embryonale Entwicklung: ist dieselbe vollendet, so wird das Ei gelegt und wenige Minuten später durchbricht die Larve die Eihaut. In jedem Ovarial-Fache entwickelt sich zur Zeit je ein Ei. Die Folge ist, dass die Eier in längeren Zwischenräumen gelegt werden. Um aber eine grössere Serie von Eiern zur Entwicklung zu bringen, ist eine längere Lebensdauer des Individuums nothwendig. So kommt es, dass einzelne Weibchen ein volles Jahr am Leben bleiben. Bei den übrigen Chrysomela-Arten pflegen in einem Jahre zwei Generationen aufzutreten und die Lebensdauer des einzelnen Individuums beträgt einige Monate bis zu einem halben Jahre.“

VIII. Hymenopteren.

1) Gallwespen. Bestimmte Angaben über die Lebensdauer der Imagines von Blatt- Holz- und Schlupfwespen habe ich nicht auffinden können, dagegen bin ich durch die Güte des ausgezeichneten Beobachters der Gallwespen, Herrn Dr. Adler, im Besitz genauer Angaben über diese Familie. Auf Grund allgemeiner Ansichten richtete ich an

Herrn Dr. Adler die Frage, ob man etwa bei den Gallwespen beobachten könne, dass ihre Lebensdauer verschieden sei, je nach der Dauer der Eiablage, ob also Arten, welche sehr viele Eier ablegen müssen, oder bei welchen die Eiablage besonders schwierig und zeitraubend ist, länger leben, als solche Arten, welche relativ wenig Eier ablegen, oder dieselben sehr leicht und rasch an den geeigneten Platz schaffen können.

Diese Vermuthung bestätigte Herr Dr. Adler vollkommen und belegte sie mit folgenden Angaben:

„Die zu Neuroterus gehörende Sommergeneration (Spathegaster) hat von allen Gallwespen die kürzeste Lebensdauer: durchschnittlich habe ich sie nur 3 bis 4 Tage am Leben erhalten, mochten sie aus Gallen gezogen oder im Freien eingefangen sein. Die Arbeit des Eierlegens erfordert für diese Generation die kürzeste Zeit und die geringste Kraftanstrengung, indem die Eier in die Blattfläche gelegt werden. Die Zahl der Eier in den Ovarien ist hier die kleinste, im Durchschnitt 200. Ohne Zweifel aber kann eine Wespe mit Leichtigkeit an einem Tage 100 Eier legen.

Etwas längere Lebensdauer hat die zu Dryophanta gehörende Sommergeneration (Spathegaster Taschenbergi, verrucosus etc.) Exemplare dieser Generation habe ich 6—8 Tage in der Gefangenschaft erhalten. Das Eierlegen erfordert einen grösseren Aufwand an Zeit und Kraft, indem der Stachel die ziemlich festen Blattrippen durchbohren muss. Die Anzahl der Eier in den Ovarien beträgt durchschnittlich 300 bis 400.

Wieder eine längere Lebensdauer haben die Sommergenerationen von Andricus, die zu dem umfangreichen Genus Aphilotrix gehören; die kleineren Andricus, wie nudus, cirratus, noduli habe ich eine Woche, die grösseren: inflator,

curvator, ramuli 2 Wochen lebend erhalten. Die kleinen stechen ganz zarte, unausgebildete Knospen an, die grösseren dagegen ausgewachsene mit festeren Schuppen umschlossene Knospen; erstere haben 400 bis 500 Eier in den Ovarien, letztere über 600.

Eine weit längere Lebensdauer zeigen die agamen Wintergenerationen; die Neuroterus-Arten haben die kürzeste und sind nicht länger als höchstens zwei Wochen zu erhalten, dagegen leben die Aphilotrix-Arten mit Leichtigkeit vier Wochen, Dryophanta und Biorhiza noch länger. Dryophanta scutellaris habe ich drei Monate am Leben erhalten. Die Anzahl der Eier ist bei allen diesen agamen Wespen weit grösser, bei Dryophanta und Aphilotrix 1200, bei Neuroterus etwa 1000."

Man sieht also, dass in der That die Lebensdauer im Allgemeinen um so länger ist, je anstrengender und zeitraubender das Eierlegen ist und je grösser der Vorrath von Eiern ist, der abgelegt werden soll. Es versteht sich, dass hier, wie überall, nicht diese Momente allein bestimmen, es kann dabei noch Mancherlei mitwirken, was für jetzt noch nicht zu erkennen ist. Es wäre z. B. recht wohl möglich, dass die Jahreszeit, in welcher die Art ausschlüpft, dabei von indirektem Einfluss ist. Die langlebige Biorhiza z. B. schlüpft mitten im Winter aus ihrer Galle aus und beginnt damit, ihre Eier in die Eichenknospen zu legen. Obgleich sie sehr unempfindlich gegen niedrige Temperatur ist, wie ich denn selbst sie bei + 5° R. Eier legen sah, so wird sie doch durch starken Frost jedenfalls genöthigt, ihr Geschäft zu unterbrechen und sich im dürren Laub am Boden zu verstecken. Solche Unterbrechungen können lange anhalten und sich öfter wiederholen, so dass wir in der auffallend langen Lebensdauer dieser Art viel-

leicht zugleich eine Anpassung an das Leben im Winter zu sehen haben.

2) Ameisen. Bei Lasius flavus werden die Eier im Herbst gelegt und die jungen Larven überwintern im Nest. Im Juni schlüpfen dann Männchen und Weibchen aus der Puppe und copuliren sich im Juli bis August. Die Männchen fliegen mit den Weibchen aus dem Nest weg, kommen aber nicht wieder dahin zurück, sondern „leben nur kurze Zeit nach der Begattung". Auch die Weibchen scheinen nicht wieder ins alte Nest zurückzukehren, können aber neue Colonien gründen, doch ist dieser Punkt grade der noch am wenigsten klare in der Biologie der Ameisen. Dagegen ist vollkommen sicher, dass die Weibchen dann Jahre lang im Innern des Nestes fortleben und fortfahren befruchtete Eier zu legen. Man findet zuweilen solche alte Weibchen im Stock, deren Kiefer bis auf die Hypodermis stellenweise abgenutzt sind.

Damit stimmen die Züchtungsversuche. Schon P. Huber[1]) und Christ gaben die Lebensdauer der Weibchen auf 3—4 Jahre an und Sir John Lubbock, der sich neuerdings sehr eingehend mit der Biologie der Ameisen beschäftigt hat, konnte eine Arbeiterin von Formica sanguinea 5 Jahre lang am Leben erhalten und er hatte die Güte, mir brieflich mitzutheilen, dass zwei Weibchen von Formica fusca nebst einem Dutzend Arbeiterinnen, welche er im December 1874 vom Wald holte, noch heute (Juli 1881) leben[2]);

1) Recherches sur les moeurs des Fourmis indigènes. Genève 1810.

2) Anm. Nach den letzten Mittheilungen Sir John Lubbock's lebten die 2 Weibchen noch am 25. Sept., haben also ein Alter von mindestens sieben Jahren! Siehe: „Observations on Ants, Bees and Wasps, Part. VIII, p. 385. Linn. Soc. Journ. Zool Vol. XV (1881).

diese leben also im Imago-Zustand bereits länger als $6^1/_2$ Jahre!

Dagegen gelang es ihm nie, Männchen „länger als ein Paar Wochen am Leben zu erhalten“. Dass die Weibchen hier, wie bei den Bienen, vor Schädlichkeiten und Gefahren soviel nur immer möglich geschützt werden, wird von älteren und neueren Beobachtern übereinstimmend angegeben. So schreibt mir Hr. Dr. A. Forel, der gründliche Kenner der schweizerischen Ameisen: „Die Weibchen werden nur ein Mal befruchtet und dann in der Tiefe des Nestes von den Arbeiterinnen gepflegt, gereinigt und gefüttert; oft findet man solche, die nur noch drei Beine haben und ein ganz erodirtes Chitinskelett. Sie kommen nie aus der Tiefe des Nestes heraus und haben nur Eier zu legen“.

In Betreff der Arbeiterinnen glaubt Forel, dass sie zwar der Anlage nach ebensolang leben können, als die Weibchen, (wie ja die Zuchtversuche von Lubbock beweisen), dass sie aber im Freien meist früher sterben, was „sicherlich mit den viel grösseren Gefahren zusammenhängt, welchen sie ausgesetzt sind“. Dasselbe Verhältniss scheint sich bei den Bienen zu wiederholen, doch ist es dort noch nicht festgestellt, dass Arbeiterinnen in Gefangenschaft ebensolange leben, als Königinnen.

3) Bienen. Nach v. Berlepsch[1]) lebt die Königin „ausnahmsweise“ 5 Jahre, gewöhnlich aber nur 2—3 Sommer. Die Arbeiterinnen scheinen alle viel kürzer zu leben und zwar stets weniger als ein Jahr. Direkte Versuche an gefangenen und isolirten Thieren, oder an gezeichneten Individuen im Freien liegen freilich nicht vor, allein die Statistik des Bienenstocks führt zu dem obigen Satz. Jeden

1) A. v. Berlepsch, Die Biene und ihre Zucht etc. 3. Aufl. Mannheim 1872.

Winter geht der Stock von 12—20,000 Stück auf 2—3000 herunter; die Königin legt am meisten im Frühjahr und diese Arbeiterinnen sterben wohl vor dem Winter und werden ersetzt durch die, welche im Sommer und Herbst, und bei mildem Wetter selbst im Winter ausschlüpfen. Da die Königin zu diesen Zeiten viel weniger legt, so begreift man die Ungleichheit der Zahlen. Die Arbeiterinnen leben mithin kaum länger, als 6—7 Monate, zur Zeit des stärksten Eintragens (Mai—Juli) sogar nur 3 Monate. Ein Versuch, die Lebensdauer der Arbeiterinnen und Drohnen dadurch zu bestimmen, dass man dem Stock die Königin am Ende des Sommers nahm, ergab 6 Monate Lebensdauer für die Arbeiterinnen, 4 Monate für die Drohnen[1]).

Die Letzteren leben übrigens meist noch kürzer, da ihrem Leben gewaltsam früher ein Ende gemacht wird. Die bekannte „Drohnenschlacht" soll übrigens nach den neueren Erfahrungen nicht auf einer direkten Ermordung der Drohnen durch die stachelbewehrten Arbeiterinnen beruhen, sondern nur darauf, dass die Arbeiterinnen die unnützen Drohnen vom Futter wegdrängen, so dass sie verhungern müssen.

4) Wespen. Interessanterweise ist noch bei den nächsten Verwandten der Honigbienen die Lebensdauer der Weibchen eine viel kürzere, entsprechend dem noch erheblich geringeren Grad von Arbeitstheilung, der hier in der Kolonie stattfindet. Bei Polistes gallica sowohl, als bei Vespa haben die Weibchen nicht nur Eier zu legen, sondern nehmen Theil am Bau der Zellen und am Eintragen der Nahrung; sie sind demnach einer bedeutend

1) E. Bevan, „Ueber die Honigbiene und die Länge ihres Lebens"; ein Referat darüber in Oken's Isis v. 1844, p. 506.

grösseren Abnutzung ihres Körpers, besonders der Flügel und grösserer Gefährdung durch Feinde ausgesetzt.

Bekanntlich wies schon Leuckart nach, dass die sog. „Arbeiterinnen" von Polistes gallica und Bombus keine geschlechtlich verkümmerten Weibchen sind, wie die Bienen-Arbeiterinnen, sondern nur kleinere, aber völlig begattungs- und befruchtungsfähige Weibchen, die jedoch, wie v. Siebold nachwies, die Begattung nicht vollziehen, sondern sich parthenogenetisch fortpflanzen.

Das überwinterte und begattete Weibchen beginnt mit der Gründung einer Kolonie Anfang Mai; die Verpuppung der ersten, aus etwa 15 Eiern bestehenden Beute erfolgt Anfang Juni, das Ausschlüpfen in der zweiten Hälfte Juni. Dies sind die kleinen sog. Arbeiterinnen, die nun bei der Fütterung der zweiten Brut so gute Dienste leisten, dass diese die volle Grösse des überwinterten Weibchens erreichen und sich von ihr nur durch die Unverletztheit der Flügel unterscheiden, welche bei jener bereits bedeutend abgenutzt sind.

Die Männchen erscheinen Anfangs Juli, im August ist ihr Samen erst reif und nun erfolgt die Begattung der „eigentlichen, begattungsbedürftigen Weibchen", welche inzwischen ebenfalls ausgeschlüpft sind. Dies sind dann die Weibchen, welche überwintern und im nächsten Frühjahr einen neuen Stock gründen, das alte Weibchen, vom Winter vorher, stirbt, es überlebt den Sommer nicht, in dem es eine Kolonie gegründet hat. Während nun die jungen, begatteten Weibchen beim Eintritt der ersten Nachtfröste Winterquartiere aufsuchen, thun dies die Männchen nicht, sie überwintern niemals, sondern gehen im Oktober zu Grunde; ebenso die beim Begattungsflug im

Stock zurückgebliebenen, parthenogenetischen Weibchen.

Bei Polistes gallica leben also die Männchen höchstens 3 Monate (Juli bis Anfang Oktober), die parthenogenetischen Weibchen höchstens einen halben Monat länger (von Mitte Juni bis Oktober), die späteren Generationen derselben aber kürzer. Nur die Sexual-Weibchen leben etwa ein volles Jahr, eingerechnet den Winterschlaf.

Bei der Gattung Vespa ist es ganz ähnlich. Bei Beiden kommt das Vermögen der Fortpflanzung nicht nur einem einzigen Weibchen des Stockes zu, sondern sehr vielen. Erst bei der Gattung Apis ist die Arbeitstheilung eine vollständige, die Weibchen sind in ächte, fortpflanzungsfähige und in zur Fortpflanzung unfähige Arbeiterinnen geschieden.

4. Lebensdauer niederer Seethiere.

Auf diesem Gebiet ist mir in der Litteratur nur eine bestimmte Angabe begegnet. Sie betrifft eine See-Anemone, also einen einzeln lebenden (nicht Kolonie-bildenden) Polypen. Im August 1828 nahm der englische Zoologe Dalyell eine Actinia mesembryanthemum aus dem Meer und setzte sie in ein Aquarium [1]). Sie war damals schon ein sehr schönes, wenn auch nicht grade eines der grössten Exemplare und musste nach Vergleichung mit andern aus dem Ei gezogenen Individuen wenigstens sieben Jahre alt sein. Im Jahre 1848 war sie etwa 30 Jahre alt und hatte in den 20 Jahren ihrer Gefangenschaft 334 Junge hervorgebracht. Diese Actinie lebt heute noch, wie mir Professor Dohrn in Neapel mittheilte und wird im botanischen Garten von Edinburg den Besuchern als Merkwürdigkeit vor-

---

1) Dalyell, „Rare and remarkable Animals of Scotland." Vol. II p. 203. London 1848.

gezeigt. Sie hat demnach bis jetzt schon ein Alter von etwa 63 Jahren erreicht.

5. Lebensdauer der einheimischen Mollusken.

Ueber die einheimischen Schnecken und Muscheln verdanke ich dem vortrefflichen Beobachter unserer Mollusken, Herrn Clessin, werthvolle briefliche Notizen. Ich konnte sie im Text nicht verwerthen, da dazu eine Menge von Einzelnheiten der biologischen Verhältnisse bekannt sein müssten, die vorläufig noch durchaus fehlen oder die wenigstens nur bruchstückweise bekannt sind. Ueber die Zerstörungsziffer der Brut ist hier wohl Nichts ermittelt und selbst die Anzahl der jährlich producirten Eier ist nur für einzelne Arten bekannt. Dennoch möchte ich hier die sehr interessanten Mittheilungen von Herrn Clessin folgen lassen, als ersten Anfang zu einer Alters-Statistik der Mollusken.

1) „Vitrinen sind einjährig; im Frühjahr sterben die alten Thiere ab, nachdem sie ihren Laich abgesetzt haben, aus dem sich junge Thiere entwickeln, die bis zum nächsten Frühjahr ausgewachsen sind."

2) „Die Succineen sind meist zweijährig, Succinea putris vielleicht dreijährig. Die Begattungszeit fällt in den Juni bis Anfang August, die Jungen entwickeln sich bis zum Herbst. Succinea Pfeifferi und elegans überwintern und markiren dies durch deutlichen Jahresabsatz. Im nächsten Jahr sorgen sie im Juli und August für die Nachkommenschaft und sterben dann im Herbst ab, bis wohin sie ausgewachsen sind."

3) „Unsere einheimischen Pupa-, Bulimus- und Clausilia-Arten haben mit Ausnahme von Bulimus detritus nur wenig deutliche Jahresabsätze; die Thiere brauchen aber kaum mehr als zwei Jahre zur völligen Ent-

wicklung. Bei der grossen Zahl vollendeter Gehäuse lebender Thiere dieser Gattungen, die gegen die unvollendeten stets stark vorwiegen, scheint es nur wahrscheinlich, dass die Thiere dieser Gattungen länger in vollendetem Zustand existiren als unsere übrigen Heliceen. Ich habe immer wenigstens zwei Drittel vollendete Gehäuse dieser langgewundenen Genera lebend getroffen, ein Verhältniss, das ich bei den grösseren Heliceen nie beobachtet habe; doch fehlt mir bezüglich dieser grösseren Lebensdauer im ausgewachsenen Zustand direkte Beobachtung."

4) Die Heliceen (sensu strict.) sind 2—4jährig, Helix sericea, hirnida 2—3jährig, H. hortensis, memoralis, arbustorum 3jährig in der Regel, H. pomatia 4jährig. Die Begattung ist bei diesen Arten weniger an eng begrenzte Zeiten gebunden, sondern hat bei älteren Thieren schon im Frühjahr gleich nach Beendigung des Winterschlafs, bei 2jährigen auch später bis zum Nachsommer statt.

5) „Die Hyalineen sind wohl meist nur 2jährig, selten, selbst die grösseren Arten, vielleicht nur ausnahmsweise 3jährig; die kleinsten Hyalineen und Heliceen sind höchstens 2jährig. Die Vertheilung des Lebens ist von der Zeit der Begattung der Aeltern abhängig, also vorzugsweise davon, ob das junge Thier schon zeitig im Sommer, oder später im Herbst abgesetzt wurde und ob dessen erstjährige Entwicklung eine grössere oder geringere ist."

6) „Die Lymnaeus-, Planorbis- und Ancylus-Arten sind 2—3jährige Thiere, d. h. sie sind in 2 oder 3 Jahren ausgewachsen; Lymnaeus auricularis ist meist 2jährig, L. palustris und pereger 2—3jährig. Letzteren habe ich sogar im Gebirge (bairische Alpen bei Oberstorf) sogar ausnahmsweise 4jährig getroffen, d. h. mit drei deut-

lichen Jahresabsätzen, während Exemplare aus der Ebene immer nur zwei Absätze zeigten."

7) „Die Paludineen sind 3—4 jährig."

8) „Die kleinen Bivalven, Pisidium und Cyclas erreichen wohl selten mehr, als ein 2jähriges Alter, die grossen Bivalven, die Najaden dagegen überschreiten häufig ein volles Decennium, ja ohne eine grössere Anzahl von Jahresringen (12—14) sind sie gar nicht ausgewachsen. Es ist möglich, dass die Beschaffenheit des Wohnorts auf die Dauer für diese Familie grossen Einfluss hat." „Unio und Anodonta werden im dritten bis fünften Jahre geschlechtsreif."

Ueber die Lebensdauer der Meeres-Mollusken existiren meines Wissens nur wenige Angaben und diese sind meist sehr unbestimmt. Die Riesenmuschel, Tridacna gigas, soll 60—100 Jahre alt werden[1]), Cephalopoden werden jedenfalls alle älter als ein Jahr, die meisten wohl älter als ein Jahrzehent und die grosen Riesenexemplare, die zuweilen als „Seeschlange" auftauchen, brauchen wohl viele Jahrzehente zur Erreichung einer so bedeutenden Körpergrösse. Für eine grosse Meeresschnecke Natica heros, hat L. Agassiz durch Sortirung einer grossen Masse von Individuen nach der Grösse die Lebensdauer auf 30 Jahre bestimmt[1]).

Ueber die Lebensdauer von Ascidien bin ich in der Lage eine auf der zoologischen Station in Neapel gemachte Beobachtung hier mittheilen zu können. Die schöne, weisse Seescheide, Cionea intestinalis hat sich in den dortigen Aquarien in grosser Masse angesiedelt und

1) Bronn, Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Bd. III. p. 466, Leipzig.

Herr Professor Dohrn sagt mir, dass sie dort jährlich drei Generationen macht, so zwar, dass jedes Individuum nur etwa fünf Monate alt wird und dann, nachdem es sich fortgepflanzt hat, abstirbt. Aeussere Ursachen dieses raschen Absterbens sind nicht erkennbar.

Dass die Süsswasserformen der Mooskorallen oder Bryozoen einjährig sind, ist zwar bekannt, allein ob die ersten, im Frühjahr auftretenden Individuen eines Stöckchens den ganzen Sommer über am Leben bleiben, ist nicht bekannt; ebensowenig die Dauer der Einzelthiere bei den Meeres-Bryozoen.

Die hier mitgetheilten genauen Angaben von Clessin über Süsswasser-Mollusken ergeben im Allgemeinen eine überraschende Kürze der Lebensdauer. Nur solche Formen, die vermöge ihrer bedeutenderen Grösse mehrere Jahre nöthig haben, um geschlechtsreif zu werden bringen es auf ein Jahrzehent oder drüber (Unio, Anodonta), selbst unsre grösste einheimische Schnecke, Helix pomatia, lebt nur vier Jahre lang und viele kleine Schneckenarten nur ein Jahr, oder, falls sie es in diesem noch nicht zur Geschlechtsreife bringen: zwei Jahre. Mir scheint dies zunächst darauf hinzuweisen, dass diese Mollusken einer grossen Zerstörung im erwachsenen Zustande ausgesetzt sind, mehr noch, oder doch ebenso sehr, als in der Jugend. Die Sache verhält sich, wie es scheint, hier umgekehrt, wie bei den Vögeln: die Fruchtbarkeit ist sehr gross (eine einzige Teichmuschel beherbergt mehrere 100,000 von Eiern), die Zerstörung der Brut im Verhältniss zur Zahl der producirten Keime bedeutend geringer; dadurch wird eine viel kürzere Lebensdauer des einzelnen, reifen Individuums möglich und diese

war wünschenswerth, weil die reifen Individuen einer starken Zerstörung ausgesetzt sind.

Das Letztere lässt sich freilich für jetzt nur ganz ungefähr andeuten, nicht aber mit irgend welcher Sicherheit nachweisen. Vielleicht spielt auch dabei weniger die Zerstörung des einzelnen reifen Thiers, als vielmehr die Zerstörung seiner Sexual-Drüsen eine Rolle; es ist jedem Zootomen bekannt, welche Verheerungen parasitische Würmer (Trematoden) in den innern Organen der Schnecken und Muscheln anrichten; die Eierstöcke der Letzteren bestehen häufig lediglich aus Schmarotzern und solche Thiere sind dann fortpflanzungsunfähig. Uebrigens haben die Schnecken auf dem Lande und im Wasser auch zahlreiche Feinde, die ihr Leben zerstören (im Wasser Fische, Frösche und Tritonen, Enten und andere Wasservögel — auf dem Lande verschiedene Vögel, die Igel, Kröten u. s. w.).

Wenn die hier angedeuteten Grundsätze in ihrer Anwendung auf die Süsswasser-Mollusken richtig sind, dann würde man weiter schliessen dürfen, dass Schnecken, die nur ein Jahr im reifen (fortpflanzungsfähigen) Alter ausdauern, einer grösseren Zerstörung durch Feinde und andere ungünstige Verhältnisse ausgesetzt sind, als solche, die zwei oder drei Jahre im reifen Zustand ausdauern — oder aber, was ebensogut möglich wäre, dass die Letzteren eine stärkere Zerstörung der Brut auszuhalten haben.

6. Ungleiche Lebensdauer der beiden Geschlechter.

Bei Insekten ist dieselbe nicht so selten; so leben die Männchen jener merkwürdigen kleinen Bienen-Schmarotzer, der Strepsipteren oder Fächerflügler, nur 2—3 Stunden im reifen Zustand, während ihre flügellosen, madenartigen Weibchen erst nach 8 Tagen absterben; das Weib-

chen lebt also hier etwa 64 Mal so lang als das Männchen. Auch die Erklärung dieses Verhältnisses liegt auf der Hand, denn ein längeres Leben der Männchen würde nutzlos für die Art sein, während die Weibchen lebendige Junge hervorbringen und erst ihre Brut zur Reife bringen müssen, ehe sie für die Art überflüssig werden.

Auch bei der Reblaus (Phylloxera vastatrix) leben die Männchen viel kürzer als die Weibchen; sie entbehren nicht nur des Saugrüssels, sondern auch des Darms, können sich also nicht ernähren, vollziehen kurze Zeit nach dem Ausschlüpfen die Begattung und sterben dann ab.

Die Insekten sind auch nicht die einzigen Thiere, bei welchen den beiden Geschlechtern ungleiche Lebensdauer zu Theil geworden ist. Man hat nur diesem Verhältniss bisher wenig Aufmerksamkeit geschenkt und besitzt daher keine positiven Angaben über die Lebensdauer, allein sie lässt sich in einigen Fällen aus dem anatomischen Bau oder der Entwicklungsweise erschliessen. So besitzen die Männchen der Räderthiere sammt und sonders weder Mund noch Magen oder Darm, sie können sich somit nicht ernähren und werden ohne Zweifel sehr viel kürzer leben als ihre Weibchen, welche mit vollständigem Verdauungsapparat ausgerüstet sind. Auch die zwerghaften Männchen mancher parasitisch lebenden Copepoden (niedere Kruster) und die sog. „complementären Männchen" der Cirripedien oder Rankenfüsser sind darmlos und müssen viel kürzer leben als die Weibchen, und die Männchen der Entonisciden (der in grösseren Krebsen schmarotzenden Binnenasseln) können sich zwar ernähren, sterben aber nach der Begattung, während die Weibchen dann erst zur parasitären Lebensweise übergehen und noch lange leben und Eier produciren. Auch die zwerghaften Männchen eines Meeres-

wurms, der Bonellia viridis, werden vermuthlich um Jahre kürzer leben, als ihre hundert Mal grösseren Weibchen, obwohl sie einen wenn auch mundlosen Darmkanal besitzen, und diese Beispiele liessen sich sicherlich aus der vorhandenen Litteratur noch bedeutend vermehren.

In den meisten Fällen sind es die Weibchen, welche länger leben und dies bedarf keiner besondern Erklärung, allein der umgekehrte Fall ist ebenfalls denkbar, wenn nämlich die Weibchen bedeutend seltner sind und die Männchen viel Zeit mit ihrer Aufsuchung verlieren müssen. Der oben erwähnte Fall von Aglia Tau gehört vielleicht hierher.

Ob nun eine Verlängerung der Dauer des einen oder eine Verkürzung der des andern Geschlechtes anzunehmen ist, wird nicht immer mit Sicherheit zu entscheiden sein. Dass aber Beides vorkommen kann, lässt sich allerdings erweisen.

So handelt es sich bei den Bienen und Ameisen ohne Zweifel um eine Verlängerung des Lebens der Weibchen, wie daraus hervorgeht, dass die muthmaasslichen Vorfahren der Bienen, die Pflanzenwespen, in beiden Geschlechtern nur einige Wochen leben, bei den Fächerflüglern aber ist die kurze Dauer der Männchen das Secundäre, Erworbene, da sie überhaupt nur hier und da bei den Insekten vorkommt.

7. Bienen.

Ob die Arbeiterinnen der Bienen ebenso lange leben können, falls sie künstlich vor den Gefahren bewahrt werden, denen sie beim freien Leben meist schon nach wenigen Monaten zum Opfer fallen, ist durch Versuche noch nicht festgestellt, doch möchte ich es vermuthen, einmal weil es bei den Ameisen so ist, und dann, weil die Eigenschaft der Langlebigkeit offenbar schon im Ei latent

enthalten sein muss. Die Eier, aus welchen Königinnen kommen, und diejenigen, aus welchen Arbeiterinnen kommen, sind aber bekanntlich identisch und nur Verschiedenheiten in der Ernährung der Larven bedingen die Entwicklung zur Königin oder Arbeiterin.

8. Tod der Zellen im höheren Organismus.

Dass der Eintritt des „normalen" Todes und die Nothwendigkeit desselben auf einer allmälig eintretenden Abnützung durch die Funktionirung beruhe, ist schon oft ausgesprochen worden. So sagt Bertin[1]) in Bezug auf das thierische Leben: „l'observation des faits y attache l'idée d'une terminaison fatale, bien que la raison ne découvre nullement les motifs de cette necessité. Chez les êtres qui font partie du règne animal l'exercice même de la rénovation moléculaire finit par user le principe qui l'entretient sans doute parceque le travail d'échange ne s'accomplissant pas avec une perfection mathématique, il s'établit dans la figure, comme dans la substance de l'être vivant une déviation insensible, et qui l'accumulation des écarts finit par amener un type chimique ou morphologique incompatible avec la persistance de ce travail."

Hierbei ist der Ersatz der verbrauchten Gewebs-Elemente durch neue gar nicht in Betracht gezogen, es wird vielmehr versucht, plausibel zu machen, dass die Funktion des Ganzen nothwendig Abnutzung im Gefolge haben müsse. Es fragt sich aber wohl zunächst, ob nicht der Untergang des Ganzen darauf beruht, dass die einzelnen histologischen Elemente, die Zellen, sich durch ihre Funktionirung abnützen. Dies räumt auch Bertin ein, wie denn überhaupt

1) Siehe dessen Artikel „Mort" in „Encyclop. scienc. méd." Vol. M. p. 520.

die Idee eines Zellenwechsels der Gewebe immer mehr zur Anerkennung gelangt. Wenn man nun aber auch zugeben muss, dass bei den vielzelligen Thieren eine Abnutzung ihrer histologischen Elemente thatsächlich stattfindet, so ist doch damit noch nicht bewiesen, dass und warum dieselbe stattfinden muss der Natur der Zelle und der Lebens-Vorgänge nach; es erhebt sich vielmehr sofort die Frage: wie kommt es, dass die Gewebezellen der höheren Thiere sich durch ihre Funktionirung abnutzen, während doch die Zellen, so lange sie freilebende, selbstständige Organismen waren, die Fähigkeit ewiger Dauer in sich trugen? warum können nicht auch die Gewebezellen das durch den Stoffwechsel momentan gestörte Gleichgewicht der Kräfte immer wieder von Neuem herstellen, so dass also dieselbe Zelle fort und fort funktioniren, d. h. leben kann, ohne sich in ihren Eigenschaften zu verändern. Ich habe diesen Punkt im Texte der gebotenen Kürze halber nicht berührt, er ist aber offenbar von Wichtigkeit und bedarf einer Besprechung.

Zunächst scheint mir aus der ewigen Dauer einzelliger Wesen soviel mit Sicherheit hervorzugehen, dass die Abnützung der Gewebezellen eine sekundär erworbene Einrichtung ist, dass der Tod der Zelle so gut als der Tod überhaupt erst mit den complicirten höheren Organismen eingeführt worden ist. Er beruht somit nicht auf der eigentlichen Natur der Zelle als Ur-Organismus, sondern auf einer Anpassung derselben an die neuen Verhältnisse, in welche die Zelle gerieth, als sie mit vielen andern zusammen zu einem höheren Organismus, einem Zellenstaat zusammentrat. Ein Zellenwechsel der Gewebe muss vortheilhafter für die Funktionirung des ganzen Organismus gewesen sein, als die unausgesetzte Functioni-

rung derselben Zellen, indem die Leistungen der einzelnen Zellen dadurch höher gesteigert werden konnten. Zum Theil lässt sich dies auch jetzt schon ganz bestimmt fassen, denn viele Drüsensekrete z. B. sind ja Nichts als aufgelöste Zellen des Organismus. Diese müssen also absterben und sich loslösen vom Organismus, falls das Sekret überhaupt zu Stande kommen soll. In vielen andern Fällen ist die Sache noch dunkel und harrt der Untersuchungen der Physiologie. Man kann einstweilen auf die Folgen des Wachsthums hinweisen, welches nothwendig mit der massenhaften Bildung neuer Zellen verbunden ist, durch welches allein also schon stets dem Organismus gewissermaassen die Wahl zwischen den alten, bisher funktionirenden und den neuen, sich zwischen sie einschiebenden Zellen gelassen wird. Der Organismus konnte es deshalb — bildlich gesprochen — wagen, verschiednen specifischen Gewebszellen eine stärkere Leistung zuzumuthen, als sich mit ihrem eignen Fortleben, ihrer eignen Integrität vertrug; die Vortheile, welche dadurch dem Ganzen erwuchsen, überwogen die Nachtheile des Untergangs der einzelnen Zellen. Grade die aus Zellendetritus bestehenden Drüsensekrete beweisen, dass den Zellen des complicirten Organismus zum Theil Funktionen übertragen sind, die nothwendig mit ihrer Auflösung und ihrem Austritt aus dem lebendigen Zellverband des Körpers verbunden sind. Ganz ebenso steht es ja nachweislich mit den Blutzellen, deren Funktion es mit sich bringt, dass sie vollständig aufgelöst werden. So ist es denn auch nicht nur denkbar,

---

Anm. Auf welchem Wege die Arbeitstheilung der Zellen im höheren Organismus zu Stande kommt und durch welche mechanischen Vorgänge überhaupt die inneren Zweckmässigkeiten des Organismus entstehen, hat kürzlich Roux zu entwickeln versucht in seiner Schrift: „Der Kampf der Theile im Organismus.“ Jena 1881.

sondern sehr wahrscheinlich, dass viele andere Funktionen der höheren Organismen ebenfalls zur Zerstörung ihrer Träger führen, nicht deshalb weil die lebendige Zelle durch den Lebensprocess selbst nothwendig abgenutzt und dem Tode zugeführt wird, sondern weil *die specifischen Funktionen, welche grade diese Zellen im Haushalt des Zellenstaates übernommen haben, zu ihrer Auflösung führen müssen.* Dass aber solche mit dem Opfer einer grossen Zahl von Zellen verbundenen Funktionen überhaupt in den Organismus eingeführt werden konnten, beruht lediglich auf der Möglichkeit des Ersatzes durch neuentstandene Zellen, also auf der Fortpflanzung der Zellen.

A priori lässt sich die Möglichkeit nicht bestreiten, dass es auch Gewebe gebe, deren Zellen durch ihre Funktionen nicht abgenützt würden; es ist aber wohl sehr unwahrscheinlich, wenn man bedenkt, dass alle specifischen Gewebszellen ihre Constitution einer einseitigen und sehr weit gehenden Arbeitstheilung verdanken, dass sie also viele Eigenschaften des einzelligen, auf sich selbst beruhenden Organismus längst verloren haben. Jedenfalls kennen wir eine potentia vorhandene Unsterblichkeit der Zelle nur von den selbstständigen einzelligen Wesen und nur diese müssen ihrer Natur nach so constituirt sein, dass die sich stets wieder von Neuem in integrum restituiren.

Fände im höhern Organismus kein Zellersatz statt, so könnte man versucht sein, den Tod desselben direkt aus der Arbeitstheilung seiner Zellen herzuleiten und zu sagen, die specifischen Gewebszellen haben die der selbstständigen Urzelle zukommende Fähigkeit zu ewiger Dauer verloren eben durch die einseitige Ausbildung ihrer Thätigkeit; sie können nur eine gewisse Zeit lang funktioniren, dann sterben sie ab und mit ihnen der Organismus, dessen Leben

durch ihre Thätigkeit bedingt wird; je länger sie funktioniren, um so unvollkommner erfüllen sie die Lebenserscheinungen des Ganzen und rufen so die Involutionserscheinungen hervor. Da aber der Zellersatz für viele Gewebe (Drüsen, Blut u. s. w.) fest steht, so kann man auf diesem Wege niemals zu einer befriedigenden Erklärung des Todes gelangen, sondern muss eine Begrenztheit des Zellersatzes hinzunehmen. Eine Erklärung für diese aber kann — wie mir scheint — nur in den allgemeinen Beziehungen des einzelnen Individuums zur Art und zur Gesammtheit der äussern Lebensbedingungen gefunden werden, wie dies im Text versucht wurde.

9. Tod durch Katastrophe.

Das merkwürdigste Beispiel dieser Art, welches ich kenne, ist das der männlichen Bienen. Man hat schon lange gewusst, dass die Drohne bei der Begattung stirbt, glaubte aber, dass die Königin das Männchen todtbeisse. Neuere Beobachtungen haben ergeben, dass dem nicht so ist, sondern dass das Männchen während der Begattung plötzlich stirbt und dass die Königin nachher, um sich von der Last des Todten zu befreien, den Körper vom festsitzenden Penis abbeisst. Dieser Fall ist offenbar dem Tod durch plötzlichen Affekt einzureihen, denn auch bei künstlicher Erektion stirbt das Thier sofort. v. Berlepsch theilt darüber sehr interessante Beobachtungen mit. Er sagt: „Fasst man, wenn bei dem Befruchtungsausflug das Volk stark vorspielt, eine Drohne an den Flügeln, ohne einen sonstigen Körpertheil zu berühren und hält sie ganz frei in die Luft, so stülpt sich der Penis um und das Thier ist todt, regungslos und wie vom Schlag getroffen. Ganz dasselbe findet statt, wenn man zu solcher Zeit eine

Drohne ganz leise auf dem Rücken berührt. Die Männchen befinden sich nämlich dann in einem so aufgeregten und reizbaren Zustande, dass bei nur einiger Musculation (?) oder Berührung der Penis sofort sich umstülpend hervorspringt [1])“. Hier tritt also der Tod durch sog. „Nervenschlag“ ein. Bei den Hummeln verhält sich dies nicht so, das Männchen stirbt nicht bei der Begattung, „sondern zieht den Penis wieder hervor und fliegt davon“. Aber auch für die Bienenmännchen kann der Tod während der Begattung nicht als der normale Tod angesehen werden. Die Thiere können vielmehr vier Monate lang leben, wie der Versuch gezeigt hat [2]). In der Regel leben sie freilich viel kürzer, da die Arbeiterinnen sie einige Zeit nach dem Hochzeitsflug der Königin zwar nicht — wie man früher annahm — direkt tödten, wohl aber vom Honig absperren und aus dem Stock hinausdrängen [3]), wodurch sie dann verhungern.

Dass auch der plötzliche oder doch sehr rasch erfolgende Tod nach der Eiablage ein Tod durch Katastrophe genannt werden muss, beweist der Umstand, dass die Weibchen gewisser Psychiden-Arten, wenn sie sich geschlechtlich fortpflanzen, mehrere Tage ja bis über eine Woche auf das Männchen lebend ausharren können, nach erfolgter Begattung aber die Eier ablegen und sterben, während parthenogenetische Weibchen derselben Art sofort nach dem Abstreifen der Puppenhülle die Eier ablegen und sterben. Die Ersteren leben mehrere Tage, die Letzteren nicht über 24 Stunden. „Die parthenogenetische Form von Solenobia triquetrella legt bald nach dem Ausschlüpfen ihre gesamm-

1) v. Berlepsch, „Die Biene und ihre Zucht“ etc.

2) Oken, Isis 1844, p. 506.

3) v. Berlepsch a. a. O. p. 165.

ten Eier in den verlassnen Sack, fällt dann ganz eingeschrumpft von demselben herab und ist nach einigen Stunden todt".

(Nach brieflicher Mittheilung von Herrn Hofrath Dr. Speyer in Rhoden).

10. Vermischungs-Rotation bei Theilung einzelliger Organismen.

Siehe: August Gruber, „Der Theilungsvorgang bei Euglypha alveolata" und Derselbe, „Die Theilung der monothalamen Rhizopoden", Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XXXV und XXXVI, p. 104 (1881). Bei den Amöben ist die Theilung ganz gleichmässig, so dass von Mutter und Tochter dabei nicht die Rede sein kann. Bei Euglypha und Verwandten bedingt die Schale einen Unterschied zwischen den beiden Theilhälften, so dass man hier das junge vom alten Thier unterscheiden kann. Das ursprüngliche Thier bildet nämlich in seinem Innern die Schalstücke für das Tochterthier. Diese werden vom Protoplasma aus der alten Schale hinausbefördert und lagern sich dort der Oberfläche des zur Abschnürung bereiten Protoplasma-Körpers des Tochterthiers auf, ordnen sich und wachsen zur neuen Schale zusammen. Die Theilung des Kerns folgt hier der Theilung des Protoplasma's nach, so dass einige Zeit hindurch das Tochterthier noch ohne Kern ist. Obgleich man nun bei dieser Art das Tochterthier auch nach seiner völligen Trennung vom Mutterthier ganz wohl an seiner jüngeren helleren Schale erkennen kann, so kann doch nicht angenommen werden, dass die Eigenschaften der beiden Thiere selbst irgendwie verschieden seien, denn unmittelbar vor der Trennung beider Individuen findet die im Texte erwähnte Ro-

tation des Protoplasma's durch beide Schalen hindurch statt, also eine vollständige Vermischung der Leibessubstanz.

Bei der Quertheilung von Infusorien ist der Unterschied der beiden Theilhälften noch grösser, da auf der vorderen der After neu gebildet werden muss, auf der hinteren der Mund etc. Ob hier irgend Etwas wie die Rotation des Protoplasma's von Euglypha vorkommt, ist nicht bekannt. Sollte dies aber auch nicht der Fall sein, so ist damit doch durchaus noch kein Grund dazu gegeben, den beiden Theilhälften eine verschiedene Dauerfähigkeit zuzusprechen.

Theoretisch bedeutsam scheint mir der Theilungsprocess der Diatomeen zu sein, insofern hier, wie bei den oben erwähnten Monothalamien (Euglypha etc.) die neue Kieselschale im Innern des primären Bion sich anlegt, aber dann nicht wie dort nur für die eine Theilhälfte, sondern für beide verwandt wird (siehe: v. Heusen, Physiologie d. Zeugung p. 152); vergleicht man die Diatomeenschale einer Schachtel, so bilden die zwei Hälften der alten Schale die beiden Deckel für die Theilhälften, während die Schachteln selbst neugebildet werden. Hier tritt uns also auch in Bezug auf die Schalen eine völlige Gleichheit der Theilungshälften entgegen.

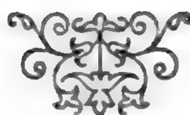
11. Regeneration.

In jüngster Zeit sind auf Anregung einer Würzburger Preisfrage mehrere Untersuchungsreihen über Regenerationsfähigkeit verschiedener Thiere angestellt worden, die die Angaben älterer Forscher, wie die Spallanzani's, wenigstens in den Hauptpunkten bestätigt haben. So hat Carrière gezeigt, dass bei Landschnecken nicht nur Fühler und Augen, sondern auch ein Theil des Kopfes wieder von Neuem gebildet wird, wenn er abgeschnitten worden war,

wenn sich ihm freilich auch die alte Angabe Spallanzani's und Andrer, dass der ganze Kopf sammt Nervencentren sich wieder ersetze, als ein Irrthum erwiesen hat. Siehe J. Carrière, „Ueber Regeneration bei Landpulmonaten": Tagebl. der 52. Versammlg. deutsch. Naturf. p. 225—226.

12. Lebensdauer der Pflanzen.

Der Titel der im Text erwähnten Schrift über diesen Gegenstand lautet: F. Hildebrand „Die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen, ihre Ursache und ihre Entwicklung". Engler's botanische Jahrbücher, Bd. II, 1. und 2. Heft, Leipzig 1881.



Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle)
in Jena.

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.**

Handbuch der vergleichenden Anatomie.

Leitfäden bei zoologischen und zootomischen Vorlesungen

von

Eduard Oscar Schmidt,

o. ö. Professor der Zoologie und vergl. Anatomie an der Universität zu Strassburg i. E.

Siebente umgearbeitete Auflage.

Preis: 6 Mark.

Die achte Auflage, welche durch Abbildungen vermehrt sein wird, ist in Vorbereitung und wird im April 1882 erscheinen.

Ueber Zellbildung und Zelltheilung

von

Dr. Eduard Strasburger,

Professor an der Universität Bonn.

Dritte gänzlich umgearbeitete Auflage.

Mit 14 Tafeln und einem Holzschnitt.

Preis: 15 Mark.

Das vorliegende Buch wendet sich nicht allein an den Botaniker, vielmehr an alle diejenigen, in deren Forschungsgebiet die Histologie fällt. Ein besonderer Abschnitt des Werkes, sowie eine Tafel desselben sind ausschliesslich den thierischen Zellen gewidmet.

Lehrbuch

der

allgemeinen und speciellen pathologischen

Anatomie und Pathogenese.

Mit einem Anhange über die Technik der pathologisch-anatomischen Untersuchung für Aerzte und Studirende.

Von

Dr. Ernst Ziegler,

Professor an der Universität Zürich.

I. Theil und II. Theil 1. Hälfte.

Preis: 12 Mark.

Der Schluss des Werkes erscheint im Laufe des Jahres 1882.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Christs College.

Ueber die

Vererbung.

Ein Vortrag

von

Dr. August Weismann,
Professor in Freiburg i. Br.

Jena.
Verlag von Gustav Fischer.
1883.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Ueber die Dauer des Lebens.

Vortrag
gehalten in der zweiten allgemeinen Sitzung der 54. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Salzburg
am 21. September 1881
von
Dr. August Weismann,
Professor in Freiburg i. Br.
Preis: 1 Mark 50 Pf.

Die Entstehung der Sexualzellen
bei den
Hydromedusen.

Zugleich ein Beitrag zur Kenntniss des Baues und der Lebenserscheinungen dieser Gruppe
von
Dr. Aug. Weismann,
Professor in Freiburg i. Br
Mit einem Atlas von 24 Tafeln
und 21 Figuren in Holzschnitt.
Preis: 66 Mark.

Handbuch
der
Vergleichenden Embryologie

von
Francis M. Balfour, M. A., F. R. S.
Fellow and lecturer of Trinity College, Cambridge.
Mit Bewilligung des Verfassers aus dem Englischen übersetzt
von
Dr. B. Vetter,
Professor am Polytechnicum in Dresden.
Zwei Bände.
Erster Band 1880. Preis: 15 Mark.
Zweiter Band 1882. Preis: 18 Mark.

Der anatomische Unterricht.

Vortrag
beim Antritt der anatomischen Professur an der Universität Jena
am 28. Mai 1881
gehalten
von **Oscar Hertwig.**
Preis: — 60 Pf.

Ueber die

Vererbung.

Ein Vortrag

von

Dr. August Weismann,
Professor in Freiburg i. Br.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1883.

Vorwort.

Der vorliegende Vortrag wurde bei der öffentlichen Feier der Uebergabe des Prorectorates in der Aula der Universität Freiburg am 21. Juni 1883 gehalten und erschien zum ersten Mal im Druck Ende August. Da er indessen in dieser Ausgabe nur in wenigen Exemplaren in den Buchhandel gelangen konnte, so erscheint er hier in zweitem Abdruck, der sich vom ersten durch einige nicht unwesentliche Verbesserungen und Zusätze unterscheidet.

Der Titel bedarf einer Erläuterung. Nicht das *ganze* Problem der Vererbung soll hier behandelt werden, sondern blos eine bestimmte Seite desselben: *die bisher angenommene Vererbung erworbener Eigenschaften*. Dabei war es denn freilich nicht zu vermeiden, auf die Grundlage aller Vererbungserscheinungen zurückzugehen und den Stoff zu bestimmen, an welchen dieselben gebunden sein müssen. Meiner Ansicht nach kann dies nur die Substanz der Keimzellen sein, und diese überträgt ihre Vererbungstendenzen von Geschlecht zu Geschlecht zunächst unverändert und unbeeinflusst von den Geschicken ihrer Träger, der Individuen. Wenn diese Anschauungen, wie sie in vorliegen-

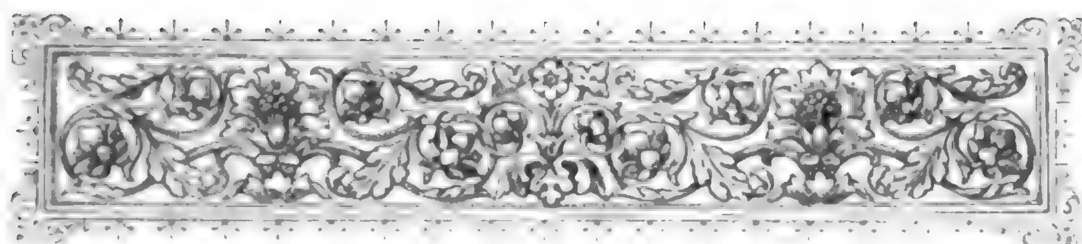
der Schrift mehr angedeutet, als ausgeführt sind, zutreffen, dann werden auch unsere Vorstellungen über Artumwandlung einer eingreifenden Umgestaltung bedürfen, denn das ganze von Lamarck aufgestellte und auch von Darwin angenommene und vielfach benützte Moment der Umgestaltung durch Uebung kommt dann in Wegfall.

Es liegt in der Natur der vorliegenden Schrift, die eben ein Vortrag ist und keine Abhandlung, dass auch in dieser Richtung nur Andeutungen, nicht aber eine erschöpfende Darstellung gegeben werden konnte. Ich habe auch darauf verzichtet, etwa in einem Anhang weitere Ausführungen zu geben und zwar wesentlich deshalb, weil auch dies eine Umfassung des ganzen grossen Thema's nicht möglich gemacht hätte, und weil ich ausserdem hoffe, an der Hand neuer Versuche und Beobachtungen auf diese Fragen in Zukunft zurückzukommen.

Es war mir sehr erfreulich, inzwischen zu sehen, dass ein so bedeutender Forscher, wie Pflüger*) von ganz andrer Seite her zu derselben Ansicht gelangt ist, welche die Grundlage der hier entwickelten Gedanken bildet, dass nämlich die Vererbung auf der Continuität der Keimmoleküle durch die Generationen hindurch beruht.

*) Pflüger, „Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo.“ Arch. f. Physiol. Bd. XXXII, p. 68, 1883.

Der Verfasser.



Hochansehnliche Versammlung!

Nach überkommenem Brauch hat der Prorector sein Amt mit einer Rede anzutreten, deren Thema seiner freien Wahl überlassen ist. Ich möchte mir heute erlauben, Ihnen meine Ansichten über ein Problem darzulegen von allgemein biologischer Natur, über das Problem der Vererbung. Von der Vererbung möchte ich reden, diesem Grundpfeiler alles Beharrungsvermögens der organischen Formen, dem unbefangenen Laien so selbstverständlich und keiner besonderen Erklärung bedürftig, der Reflexion so verwirrend durch die unendliche Mannigfaltigkeit ihrer Aeusserungen, und so räthselvoll ihrem eigentlichen Wesen nach. Sagte doch noch kürzlich ein ausgezeichneter Physiologe*): „So viele Hände auch immer geschäftig gewesen sind, die Siegel zu lösen, welche die Theorie der Vererbung unserer Einsicht verschliessen, der Erfolg ihrer Arbeit war ein ge-

*) Victor Hensen in seiner „Physiologie der Zeugung", Leipzig 1881, p. 216.

ringer, und mit einem gewissen Recht sieht man nachgerade mit nur wenig Hoffnungen neuen Arbeiten in dieser Richtung entgegen. Dennoch muss von Zeit zu Zeit untersucht werden, wie weit man zu kommen vermag.“

Gewiss muss dies immer wieder von Neuem versucht werden, denn wir haben es hier nicht mit Erscheinungen zu thun, welche ihrer Natur nach dem Menschen unergründlich bleiben müssen, vielmehr ist es nur die grosse Verwickelung der Erscheinungen, welche bisher nicht überwunden werden konnte, und wir sind auf diesem Gebiete sicherlich noch lange nicht an den Grenzen der möglichen Erfahrung angelangt.

Die Vererbung hat in dieser Hinsicht einige Aehnlichkeit mit gewissen anatomisch-physiologischen Problemen, z. B. dem vom Bau und der Function des menschlichen Gehirns. Der Bau desselben mit seinen Millionen Fasern und Nervenzellen ist so ausserordentlich complicirt, dass man verzweifeln möchte, ihn jemals vollständig zu überblicken, obwohl jede einzelne Faser ganz wohl zur Ansicht gebracht, nicht selten auch in ihrem Zusammenhang mit der nächsten Nervenzelle aufgezeigt werden kann, obwohl auch die Function — soweit uns überhaupt eine Einsicht in dieselbe möglich ist — schon für manche Gruppen von Nervenelementen nachgewiesen werden konnte. Aber die zahlreichen Verflechtungen von Zellen und Fasern scheint unentwirrbar, und das Eindringen bis in die Funktion jedes einzelnen Elementes ausserhalb jeder Möglichkeit. Dennoch hat man jetzt mit der Entwirrung dieses gordischen Knotens nicht

ohne Erfolg begonnen, und es lässt sich nicht darüber absprechen, wie weit es menschlicher Ausdauer möglich sein wird, in den Gehirnmechanismus einzudringen und aus den unzähligen Einzelheiten ein Gesammtbild und ein allgemeines Princip abzuleiten. Sicherlich wird aber diese Arbeit ganz erheblich gefördert werden, wenn man gleichzeitig bemüht ist, tiefer in den Bau und die Thätigkeit der niedersten Formen des Nervensystems einzudringen, wie solche bei Polypen und Quallen, dann bei Würmern und Gliederthieren vorliegen. Ganz ebenso wird man, glaube ich, auch die Hoffnung nicht aufgeben dürfen, zu einer befriedigenden Erkenntniss der Vererbungsvorgänge zu gelangen, wenn man nicht nur die bei den höchsten Thieren auftretenden verwickeltsten Formen derselben in's Auge fasst, sondern die niedersten und einfachsten mit in Rechnung zieht.

Was man im Allgemeinen unter Vererbung versteht, ist bekannt genug; es ist die Eigenthümlichkeit aller Organismen, ihr eigenes Wesen auf die Nachkommen zu übertragen; aus dem Ei eines Adlers kommt wieder ein Adler und zwar ein Adler derselben Art, und nicht nur der allgemeine Typus, zoologisch gesprochen der Species-Charakter wird auf die folgende Generation übertragen, sondern auch die individuellen Eigenthümlichkeiten; die Kinder gleichen den Aeltern, nicht nur bei den Menschen, sondern auch bei den Thieren, wie wir schon aus Jakobs Züchtungsversuchen mit Labans weissen und gescheckten Lämmern her wissen.

Worauf aber beruht diese allgemeine Eigenthümlichkeit der Organismen?

Häckel wohl zuerst hat die Fortpflanzung ein Wachsthum über das Mass des Individuums hinaus genannt, und die Vererbung dann dadurch begreiflicher zu machen gesucht, dass er sie als einfache Fortsetzung des Wachsthums auffasste. Man könnte dies leicht für ein blosses Spielen mit Worten halten, allein es enthält mehr, ja richtig gewendet zeigt diese Auffassung den einzigen Weg, der zum Verständniss führen kann, wie mir scheint.

Einzellige Organismen, Wurzelfüsser, Infusorien, vermehren sich durch Theilung, sie wachsen heran bis zu einer gewissen Grösse und spalten sich dann in zwei Hälften, die sich nicht nur in Grösse, sondern auch in Beschaffenheit vollständig gleichen, und von deren keiner man sagen kann, sie sei die jüngere oder ältere. Solche Organismen besitzen in gewissem Sinn die von ihren höchstorganisirten Brüdern so sehnsüchtig gewünschte Unsterblichkeit, sie können zwar wohl vernichtet werden, aber wenn sie ein günstiges Geschick vor gewaltsamem Tode schützt, so leben sie fort und fort, und müssen nur von Zeit zu Zeit ihre allzusehr anschwellende Körpermasse durch Zweitheilung auf ein geringeres Mass herabsetzen. Alle Individuen solcher einzelligen Arten, welche heute auf der Erde leben, sind somit weit älter als das Geschlecht der Menschen zusammengenommen, sie sind nahezu so alt, als das Leben auf der Erde selbst ist.

Bei solchen einzelligen Organismen begreifen wir also bis zu einem gewissen Grad, warum der Spross dem Vorfahren ähnlich ist, er ist eben ein Stück

von ihm. Die Frage freilich, warum das Stück dem Ganzen ähnlich sein muss, führt auf ein neues Problem, das der Assimilation, welches ebenfalls noch seiner Lösung harrt. Doch steht wenigstens die Thatsache unzweifelhaft fest, dass die Organismen die Fähigkeit besitzen, gewisse fremde Stoffe, allgemein gesprochen: Nahrung in sich derart aufzunehmen, dass sie sie in ihre eigene Leibessubstanz umwandeln.

Die Vererbung beruht bei diesen einzelligen Organismen auf der Continuität des Individuums, dessen Leibessubstanz sich fort und fort durch Assimilation vermehrt.

Wie aber steht es mit den vielzelligen Organismen, welche sich nicht durch einfache Theilung fortpflanzen, bei denen sich nicht die Qualität der gesammten Körpermasse von dem Erzeuger auf den Spross überträgt?

Bei allen vielzelligen Thieren bildet die sexuelle Fortpflanzung die Grundlage ihrer Vermehrung, nirgends fehlt sie ganz, und bei der Mehrzahl ist sie die einzige Art der Vermehrung. Hier ist nun die Fortpflanzung an bestimmte Zellen gebunden, die man als Keimzellen den Zellen, welche den Körper selbst bilden gegenüber stellen kann und wohl auch muss, denn sie spielen eine total verschiedene Rolle wie jene. Sie sind bedeutungslos für das Leben ihres Trägers*), aber sie allein erhalten die Art, denn eine jede von ihnen vermag sich unter gewissen Umständen wiederum

*) d. h. für die Erhaltung des Lebens.

zu einem vollständigen Organismus zu entwickeln von der gleichen Art, wie der älterliche, mit allen möglichen individuellen Eigenheiten desselben mehr oder minder ausgestattet. Wie geschieht nun hier die Uebertragung der älterlichen Eigenschaften auf die Nachkommen, wie kommt die eine Keimzelle dazu, den ganzen Körper mit allen seinen Einzelheiten reproduciren zu können?

Wenn es dabei nur auf die Continuität der Substanz der Keimzelle von einer zur andern Generation ankäme, so wäre leicht geholfen, denn diese lässt sich in einzelnen Fällen nachweisen, in allen sehr wahrscheinlich machen. Bei gewissen Insekten beginnt die Entwicklung des Eies zum Embryo — der sog. Furchungsprocess des Eies — damit, dass ein Paar kleine Zellen sich von der Hauptmasse des Eies abschnüren, und diese sind die Keimzellen, die später in das Innere des sich formenden Thieres aufgenommen zu den Fortpflanzungs-Organen desselben werden; bei gewissen kleinen Krebschen unserer Süsswässer (Daphnoiden) trennen sich die Keimzellen zwar nicht am Beginn des Furchungsprocesses, aber sehr frühe schon während desselben, wenn das Ei sich noch nicht in mehr als dreissig Zellen zerklüftet hat, und auch hier bilden sie später die Keimstöcke des Thiers. Bei Sagitta, einem schwimmenden Wurm des Meeres fällt die Trennung der Keimzellen von den Zellen des Körpers noch später, in die Zeit nach Vollendung der Furchung, und bei den Wirbelthieren geschieht diese Abspaltung erst, nachdem der Embryo in seiner ganzen Form bereits angelegt ist. Da nun — wie ihre Entwicklung beweist —

ein tiefer Gegensatz besteht zwischen der Substanz oder dem Plasma der unsterblichen Keimzellen und der vergänglichen Körperzellen, so werden wir diese Thatsachen nicht anders auslegen können, als dahin, dass in der Keimzelle beiderlei Plasma-Arten potentia enthalten sind, die sich nun nach dem Eintritt der embryonalen Entwicklung früher oder später in Form gesonderter Zellen von einander trennen.

Für die Vererbungsfrage macht es offenbar keinen Unterschied, ob diese Trennung früher oder später geschieht, insofern die Constitution der Moleküle des Keim-Plasma's schon vor Beginn der Entwicklung festgestellt war. Wie wir allen Plasma-Molekülen die Fähigkeit zu wachsen d. h. Nahrungsstoffe zu assimiliren und sich durch Theilung zu vermehren, theoretisch zuerkennen müssen, wollen wir anders das Wachsthum und die Vermehrung der Zellen begreifen, so werden auch die Moleküle des Keim-Plasma's unter günstigen Ernährungsbedingungen wachsen und sich vermehren können, ohne dass aber dadurch schon ihr Wesen geändert, ohne dass also dadurch die Vererbungstendenzen, deren Träger sie sind, geändert würden. Es wäre desshalb ganz wohl denkbar, dass die Keimzellen sich noch viel später erst von den Körperzellen trennten, als in den eben angedeuteten Beispielen und ich glaube in der That Fälle zu kennen*), in denen diese Trennung nicht nur bis nach

*) Vergl.: Weismann, „die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen", Jena 1883.

der völligen Ausbildung des dem Keim entstammenden Thieres verschoben ist, sondern sogar noch einige ganze Generationen weiter bis in die Knospensprösslinge jenes ersten Individuums. Auch hier scheint mir kein Grund zu der Annahme vorzuliegen, dass die Vererbungstendenzen der Keim-Moleküle irgendwie verändert sein sollten durch den langen Aufschub ihrer Trennung von den somatischen Molekülen, und die Beobachtung bestätigt diese theoretische Folgerung, denn aus dem Ei der durch Knospung an einem Polypenstöckchen entstandenen Meduse wird zunächst nicht wieder eine Meduse, sondern ein Polyp. Die Keimplasma-Moleküle, welche vom Ei her zunächst in das Polypenstöckchen, dann in die Medusenknospe gelangten und dort erst sich von den Körperzellen sonderten und zu besonderen Keimzellen differenzirten, besitzen noch immer die Tendenz, einen Polypen aus sich zu entwickeln.

So haben wir denn also auch bei der Fortpflanzung der vielzelligen Wesen im Grunde den gleichen Process, wie bei der der einzelligen: eine fortgesetzte Theilung der Keimzelle, und der Unterschied liegt nur darin, dass hier die Keimzelle nicht schon das ganze Individuum ausmacht, sondern dass dieselbe umgeben wird von vielen, von Tausenden, ja von Millionen und Billionen von Körper-Zellen, deren Gesammtheit erst die höhere Einheit des Individuums bildet. So wird denn das oben aufgestellte Problem: wie kommt es, dass die eine Keimzelle die Anlage zu dem ganzen, so complicirt gebauten Individuum in sich enthält, dahin

präcisirt werden müssen: wie kommt es, dass das Plasma der Keimzellen bei den höheren Thieren Körper-Plasma*) potentia enthält, und zwar solches von ganz specifischer Qualität?

Das Problem, welches diese Frage in sich birgt, tritt noch schärfer hervor, wenn man es auf einen der bestimmten vorliegenden Fälle anwendet, nämlich auf die Entstehung der vielzelligen Thiere aus den einzelligen. Dass Letztere aus den ersteren hervorgegangen sind, unterliegt keinem Zweifel, auch lässt sich das physiologische Princip angeben, nach welchem es geschehen ist: das Prinzip der Arbeitstheilung. Im Laufe der phyletischen Entwicklung der Organismenwelt muss zunächst der Fall eingetreten sein, dass mehrere einzellige, durch Theilung auseinander hervorgegangene Individuen sich nicht sofort trennten, sondern gemeinsam weiter lebten, zunächst noch als völlig gleichwerthige Elemente, von denen jedes alle thierischen Functionen, also auch die der Fortpflanzung beibehielt. Solche völlig gleichartige Zellen-Colonien gibt es heute noch, wie die Häckel'sche Flimmerkugel, Magosphaera planula beweist**). In einer solchen Gemein-

*) Oder genauer: solches Plasma, welches sich zu den Körperzellen zu entwickeln fähig ist, denn vor Beginn der Entwicklung muss das Keimplasma gleichartig gedacht werden (siehe unten).

**) Ob man die Flimmerkugel der Magosphaera als den „reifen" Zustand der Art betrachten darf, ist freilich wohl zweifelhaft, aber es steht Nichts der Annahme im

schaft bewirkte dann später Arbeitstheilung eine verschiedene Differenzirung der einzelnen Zellen, z. B. in der Weise, dass nur bestimmte Zellen noch die Ernährung (im weitesten Sinne) und die Ortsbewegung vermittelten, bestimmte andere Zellen ausschliesslich die Fortpflanzung. Es entstanden so Colonien, die aus Körperzellen und aus Keimzellen zusammengesetzt waren und bei denen wohl zuerst die Erscheinung des individuellen Todes sich einbürgerte, indem die Körperzellen nach gewisser Zeit zu Grunde gingen, während die Keimzellen allein die von den Protozoen ererbte Unsterblichkeit beibehielten. Wie soll es nun möglich sein, dass in einer solchen Colonie die eine Zellenart im Stande ist, durch Theilung immer wieder auch die andere hervorzubringen? sie brachte doch vor der Differenzirung der Colonie immer nur ihres Gleichen hervor, wie soll sie nun jetzt, nachdem sich das eine ihrer Theilprodukte in seiner Natur verändert hat, auch in ihrem eignen Wesen soweit verändert worden sein, dass sie nun ungleichartige Zellen aus sich hervorgehen lässt?

Zunächst bieten sich zwei Annahmen zur Lösung dieses Räthsels; man könnte zum alten, längst verabschiedeten Nisus formativus greifen, oder wie man es heute passender nennen kann, zu einer phyletischen Entwicklungskraft, welche bewirkt, dass die Organismen sich von Zeit zu Zeit in bestimmter

---

Wege, dass Arten gelebt haben, oder noch leben, bei denen die Flimmerkugel bis zur Encystirung, d. h. Fortpflanzung ihrer einzelnen Zellen zusammenhält.

Weise umwandeln, zu einer vis a tergo, einer zweckthätigen Kraft, welche ohne Beziehung zu den Lebensbedingungen der Organismen diese von Innen heraus zu immer neuen Umgestaltungen führt. Diese liesse indessen die zahllosen Anpassungen, die wir an jedem einzelnen Organismus bewundern unerklärt, und könnte überhaupt nicht als eine wissenschaftliche Erklärung gelten.

Man könnte dann weiter die Annahme machen, dass die durch Anpassung an die Lebensbedingungen zu Körperzellen differenzirten zweiten Zellen der Colonie auf die andern, die Fortpflanzungszellen zurückwirkten, dass sie Theilchen an sie abgäben, welche ihre Natur soweit umgestalteten, dass sie bei der folgenden Theilung sich in die verlangten ungleichen Hälften theilen müssten.

Auf den ersten Blick scheint diese Hypothese annehmbar. Dass Theilchen von den Körperzellen an die Keimzellen abgegeben werden, ist nicht nur denkbar, sondern es liegt in der Voraussetzung, welche ja eben die Ernährung der Keimzellen durch die Körperzellen setzte. Sieht man aber näher zu, so stösst man doch auf grosse Schwierigkeiten. Einmal kommt es — wie oben schon angedeutet wurde — niemals vor, dass bei der Ernährung die Moleküle einer fremden Individualität nur einfach den eigenen beigefügt werden*), sie werden vielmehr — soweit wir wissen — assimilirt, d. h. in die Moleküle des eigenen Zellkörpers umgewandelt. Aber

*) Oder bilden vielleicht die Ei-Nährzellen, wie sie bei vielen Thieren vorkommen, davon eine Ausnahme?

gesetzt auch, es könnten von den wachsenden Körperzellen eine Anzahl ihrer eigenen Moleküle an die wachsenden Keimzellen abgegeben und in diesen unverändert deponirt werden, um bei der nächsten Theilung derselben als Körperzellen der folgenden Generation wieder abgetrennt zu werden, so ist damit doch nicht viel gewonnen. Denn wie sollte man sich die Sache denken, wenn die Colonie complicirter, wenn die Zahl der Körperzellen eine grössere würde, so dass sie die Keimzellen in mehreren, oder in vielen Schichten umgäben, und zugleich die weiter fortschreitende Arbeitstheilung eine ganze Anzahl verschiedenartiger Zellen und Gewebe hervorbrächte, die alle aus einer Keimzelle wieder hervorzugehen hätten? Jede von ihnen müsste dann also spezifische Moleküle an die Keimzelle abgeben, dabei wären aber offenbar diejenigen unter ihnen sehr im Vortheil, welche als unmittelbare Nachbarn an die Keimzelle anstiessen, den Andern gegenüber, welche sich in grösserer Entfernung befänden. Wenn nun dennoch eine jede der Letzteren ebensoviel*) Moleküle jeder der Keimzellen zusenden sollte, so müssten wir eben von allen bekannten physikalischen und physiologischen Vorstellungen Abstand nehmen und uns auf Affinitäten jener Moleküle zu den Keimzellen berufen, von denen wir absolut Nichts wissen, und deren Entstehung und Regulirung — wenn wir selbst ihre Existenz zugeben wollten — gerade unter dieser Voraussetzung, dass die Differenzirung von der

*) Genauer: soviele Moleküle, als der Ziffer dieser Zellenart im fertigen Organismus entspräche.

fertigen Colonie erworben wurde, ganz unverständlich bleibt. Zu ihrem geheimnissvollen Treiben müssten dann noch weitere unbekannte ordnende Kräfte hinzukommen, welche es mit sich brächten, dass diese in die Keimzelle eingewanderten Moleküle sich nun auch so zueinander ordneten, wie es der Reihenfolge ihrer späteren Lostrennung in Form selbstständiger Zellen entspräche. Kurz wir bewegten uns hier in einem Dickicht unbegründbarer Hypothesen.

Bekanntlich hat Darwin zur Erklärung der Vererbungs-Erscheinungen eine Hypothese aufgestellt, die mit der eben besprochenen ungefähr zusammenfällt. Man braucht blos anstatt Moleküle „Keimchen“ zu sagen, so hat man den Grundgedanken der Darwin'schen Pangenesis. Theilchen von ausserordentlicher Kleinheit sollen von allen Zellen des Körpers zu jeder Zeit abgegeben werden und sich in den Keimzellen sammeln und ordnen, so dass also jede Abänderung, die der Organismus zu irgend einer Zeit seines Lebens eingeht, sich auf den Keim übertragen könnte*). Darwin glaubte so vor Allem die Vererbung erworbener Charaktere verständlich machen zu können, deren Annahme er für den Entwicklungsprocess der Arten für geboten hielt; übrigens bezeichnete er seine Hypothese selbst als eine provisorische, als den Ausdruck unseres augenblicklichen, aber keineswegs befriedigenden Wissens von die-

*) Siehe: Darwin, „Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication.“ Zweite deutsche Ausgabe, Stuttgart 1873, Bd. II, p. 405.

sen Vorgängen, nichts weniger, als einen Abschluss desselben.

Es ist immer eine missliche Sache um die Annahme ganz neuer Kräfte blos zur Erklärung von Erscheinungen, die sich für's Erste aus den bekannten Kräften nicht ableiten lassen wollen, und es ist gewiss geboten, den Versuch zu machen, ob sich nicht doch ein andrer Weg der Erklärung finden lässt.

Ich glaube, dass dies in der That möglich ist, sobald wir annehmen, dass in wahrem Sinne erworbene Abänderungen bei dem Entwicklungsgang der organischen Welt überhaupt nicht vorkommen, dass vielmehr alle Abänderungen aus primären Keimes-Abänderungen hervorgehen.

Bei dem vorhin angenommenen Beispiel der Colonie, deren Zellen sich zu Körper- und Keimzellen differenziren, ist nämlich offenbar noch eine dritte Annahme möglich; man kann sich vorstellen, dass die Differenzirung der Körperzellen nicht erst von ihnen selbst erworben ist, sondern dass sie vorbereitet wurde durch Veränderungen in der Molekülarstructur der Keimzelle, aus welcher die Colonie hervorging.

Wenn überhaupt die heute herrschende Vorstellung richtig ist, nach welcher der Wechsel der äusseren Bedingungen (im weitesten Sinn) in Verbindung mit Auslese dauernde Veränderungen an einem Organismus hervorrufen kann, dann muss dies ebensowohl für den einzelligen und den mehrzelligen aber noch gleichartig zusammengesetzten, als für den eigentlichen Metazoen-Organismus gelten. Wenn nun jene hypothetische Colonie

von gleichartigen Zellen aus irgend welchem äussern Grunde besser gediehe, wenn die in ihrer Keimzelle potentia gegebenen Molekül-Arten sich bei der Entwicklung der Colonie nicht wie bisher gleichmässig auf alle Theilhälften vertheilten, sondern ungleich, so würde dies also auf Grund der stets vorhandenen Variabilität geschehen können, und das Resultat würde sein, dass die Zellen der fertigen Colonie ungleich ausfielen, z. B. also so, wie oben angenommen wurde. Wir hätten dann also eine ungleichartige Colonie, deren Zellen in statu nascenti schon ungleich waren, weil die Molekülarordnung in der Keimzelle sich geändert hat. Es hindert auch Nichts an der Annahme, dass zugleich die Qualität eines Theils der Moleküle weiteren Veränderungen unterliege, denn Moleküle sind zusammengesetzter Natur und können sich spalten oder combiniren.

Wenn nun aber die Keimzelle sich so verändert hat, dass sie durch fortgesetzte Theilung eine heterogene Colonie hervorbringen muss, so muss dies auch die folgende Keimzellen-Generation genau in derselben Weise thun, da sie ja eben nur Stücke der früheren Keimzelle darstellt und aus demselben Protoplasma, demselben Keimplasma besteht, wie diese.

Es ist bei dieser Betrachtungsweise ganz gleichgültig, wie man sich die bei der Entwicklung hervortretende Differenzirung der Zellen in der Keimzelle potentia enthalten denkt, ob in einer veränderten Anordnung der Moleküle, oder in einer Veränderung in der chemischen Zusammensetzung derselben, oder schliesslich

in Beidem, es kommt nur darauf an, dass die Veränderung von vornherein von der Keimzelle ausgegangen ist, ganz so wie dies heute noch in der Ontogenese ganz allgemein der Fall ist. Niemand zweifelt daran, dass in der Keimzelle feinstem Bau die Ursache liegt, warum dieselbe diese oder jene Form der Furchung durchläuft, zu dieser oder jener Art schliesslich wird, und dass dabei die Verschiedenheit der Moleküle — sei sie nun von Anfang an vorhanden, oder stelle sie sich erst im Laufe der Entwicklung ein*) — und ihre Anordnung

---

*) Ich bin auf die Frage, ob die Plasma-Moleküle der Keimzelle als ursprünglich gleichartig anzunehmen sind, im Text nicht näher eingetreten, weil es mich von meinem eigentlichen Ziel zu weit abgelenkt hätte. Da aber Pflüger inzwischen aus seinen wichtigen Beobachtungen am Batrachier-Ei den Schluss gezogen hat, dass die Eizelle nur eine Art von Molekülen enthalte, so will ich nicht unterlassen zu bemerken, dass ich von meinem Gedankengang aus zu demselben Schluss hingeführt werde. Wenn nämlich die Vererbung auf der Continuität des Keimprotoplasma's beruht, so muss bei der Entwicklung der Keimzelle zum Organismus jedesmal ein Theil des Keimplasma's unverändert übrig bleiben, damit sich aus ihm die Keimzellen des neuen Individuums bilden können. Dieser Rest von Keimplasma kann niemals sehr gross sein und in manchen Fällen, z. B. bei den Hydroiden muss sich derselbe auch noch sehr stark vertheilen, weil er für eine grosse Anzahl von Individuen das Material zur Keimzellenbildung zu liefern hat. Wäre nun das Keimplasma aus verschiedenen

zu bestimmten Gruppen eine Rolle spielt, das lässt sich ja bei solchen Arten beinahe direct wahrnehmen, deren erste Furchungskugel schon eine opace und eine lichte Hälfte aufweist, oder wie bei manchen Medusen eine feinkörnige Rinde und ein helles Mark, entsprechend dem Material der späteren Ektoderm- und Entoderm-Zellen. Was hier als Verschiedenheit hervortritt ist freilich nur das Gröbste von der gewiss sehr complicirten Molekülarstruktur solcher Zellen, aber es zeigt doch,

---

Arten von Molekülen zusammengesetzt, so liesse sich nicht absehen, wie diese Moleküle bei ihrer Zerstreuung durch eine ganze Kolonie von Individuen genau in derjenigen Combination beisammen bleiben sollten, wie sie eben das Keimplasma der betreffenden Art ausmacht. Wir werden also entweder nur eine einzige Art von Keim-Molekülen für jede Species annehmen müssen, oder aber Kräfte, die die verschiednen Arten von Molekülen genau in der verlangten Combination aneinander ketten. Das Letztere heisst aber genau genommen nichts Anderes, als das Erste, denn Moleküle sind eben Atomgruppen von mehr oder minder komplicirter Zusammensetzung, und wir werden uns die Keim-Moleküle kaum komplicirt genug vorstellen können, wenn wir bedenken, dass der gesammte Bau des fertigen Thieres in allen seinen kleinsten Einzelheiten potentia bereits in ihnen gegeben ist. Eine feste Combination von vielen Molekülen ist eben wieder ein Molekül, ein Molekül höherer Ordnung, ein sehr complicirtes Molekül. Eine Verschiedenheit der Plasma-Moleküle der Keimzelle kann wohl erst mit der Embryonal-Entwicklung eintreten.

dass wir uns auf dem rechten Weg befinden, wenn wir alle im Laufe der Ontogenese eintretenden Differenzirungen von der chemischen und physikalischen Molekülarstruktur der Keimzelle abhängig denken.

In dem vorhin gewählten einfachsten Beispiel gingen aus der Furchung der Keimzelle nur zweierlei Zellen hervor: Körperzellen und Keimzellen, und Letztere müssen genau dieselbe Molekülarstruktur besitzen, wie die Mutter-Keimzelle, und dann auch genau wieder dieselbe Entwicklung durchmachen, wie jene. Es liegt auf der Hand, dass man sich nun den Differenzirungs-Process des vielzelligen Thierleibs auf dieselbe Weise weiter fortschreitend denken kann, wie er begonnen hat. Variationen in der Molekülarstruktur der Keimzellen werden bei jeder Art stets vorkommen und müssen durch Selection gesteigert und fixirt werden können, wenn ihre Resultate, d. h. die Abänderung gewisser Körperzellen nützlich sind. Bedingung der Vererbung der Abänderungen ist nur, dass stets ein Theil des Keim-Plasma's bei der Furchung und dem weiteren Aufbau des Körpers unverbraucht bleibt, d. h. unverändert in den Organismus übergeht und zu bestimmter Zeit, bald früher, bald später in Form der Keimzellen sichtbar wird. Nur so, scheint mir, ist die Vererbbarkeit der in der Stammesgeschichte eingetretenen Veränderungen der Arten einigermassen, d. h. im Princip verständlich, nur so können wir die Möglichkeit einsehen, wie die erstentstandene Art von Körperzellen schrittweise sich weiter differenzirt hat zu immer grösseren Massen und immer zahlreicheren Qualitäten von Zellen, denn nur, wenn jede Neuerung von

einer partiellen Molekülar-Aenderung der Keimzelle ausging, kann bei der Fortpflanzung, d. h. bei der Theilung der folgenden Keimzellen-Generation wieder dieselbe Neuerung an den Körperzellen daraus resultirt haben.

Jedenfalls ist nicht abzusehen, wie wir die Vererbbarkeit von Neuerungen begreifen könnten, die an den Körperzellen irgendwo proprio motu, oder richtiger: als Reaktion auf eine äussere Einwirkung*) auftreten.

Die Schwierigkeit, ja Unmöglichkeit irgend eine aus bekannten Kräften abgeleitete Erklärung für die Vererbbarkeit erworbener Charaktere zu geben ist auch schon oft gefühlt worden, hat aber doch noch nicht dazu geführt, entschieden gegen die Richtigkeit der ganzen Annahme Front zu machen.

Ich glaube, dies hat einen doppelten Grund: einmal liegen Beobachtungen vor, welche das Vorkommen einer solchen Vererbungsform thatsächlich zu beweisen scheinen, und dann spielt die Annahme der Vererbung erworbener Eigenschaften eine so bedeutende Rolle

*) Dahin sind natürlich auch die Willensimpulse zu rechnen, welche eine bestimmte Zellengruppe des Körpers in häufige Thätigkeit setzen, denn auch sie sind nicht in dem betreffenden Gewebe (Nerven oder Muskeln) selbst gelegen, sondern ausserhalb desselben, sie fliessen nicht direkt aus einer Keimesanlage hervor, sondern aus zufälligen äussern Eindrücken. Wenn eine zahme Ente ihre Beine mehr und anders braucht, als im wilden Zustand, so ist das eben Folge der veränderten Bedingungen, nicht der Keimesanlage.

in der Erklärung der Artumwandlung, dass man nicht auf sie verzichten zu können meinte.

Offenbar ist es ja auch vollkommen gerechtfertigt, unser Urtheil zurückzuhalten und nicht sogleich einen Vorgang für unmöglich zu erklären, wenn wir ihn zur Stunde aus den uns bekannten Kräften nicht ableiten können; denn wer wollte behaupten, dass wir alle Kräfte übersehen, welche in der Natur wirken. Aber auf der andern Seite haben wir wo möglich noch grössere Vorsicht anzuwenden, wenn es sich um die Annahme neuer, bisher unbekannter Kräfte handelt, und es müssen erst ganz bestimmte und unbezweifelbare Thatsachen vorliegen, welche beweisen, dass die angenommenen Vorgänge wirklich stattfinden, oder dass ihre Annahme unvermeidlich ist.

Keines von Beiden ist bis jetzt geschehen; weder ist der Beweis erbracht, dass erworbene Abänderungen vererbt werden können, noch ist gezeigt worden, dass sich die Transmutationen der organischen Welt nur mit ihrer Hülfe erklären lassen.

Die Vererbbarkeit erworbener Abänderungen ist bis jetzt durchaus noch nicht erwiesen, weder durch die einfache Beobachtung, noch durch das Experiment*). Wohl enthält die Litteratur eine ziem-

*) Pflüger äussert sich in demselben Sinn folgendermassen: „Ich habe mich genauer mit allen Thatsachen bekannt gemacht, welche für die Vererbung erworbner Eigenschaften beigebracht worden sind, d. h. solcher, welche ihren Grund nicht in einer eigenthümlichen, ursprünglichen

liche Zahl von Fällen, welche beweisen sollen, dass Verstümmelungen, Verlust eines Fingers, Narben früher erhaltener Wunden u. s. w. auf die Nachkommen vererbt worden seien, aber in allen diesen Fällen ist die Vorgeschichte dunkel und eine wissenschaftliche Kritik deshalb unmöglich.

Als ein für den wissenschaftlichen Werth solcher Angaben typischer Fall kann der vielcitirte von jener Kuh gelten, welche aus „unbekannter Ursache" das linke Horn durch Eiterung verlor, und deren beide Kälber nur Rudimente desselben Horns besassen. Hierzu hat Hensen schon mit Recht bemerkt*), dass es sich hier sehr wohl um eine congenitale Missbildung handeln konnte, also um eine Keimesanlage. Die einzigen wissenschaftlich discutirbaren Fälle sind die bekannten Versuche des französischen Physiologen Brown-Séquard mit Meerschweinchen, aber auch diese scheinen mir, was ihre Deutung angeht, nicht unangreifbar. Es handelt sich hier um Vererbung künstlich erzeugter Missbildungen; Durchschneidung mächtiger Nervenstämme, oder gar des Rückenmarkes, oder einzelner Theile des Gehirns zogen Missbildungen nach sich, und diese traten in ähnlicher Weise auch bei den Nachkommen des ver-

---

Organisation des Eies und des Samens haben, aus denen das Individuum entstanden ist, sondern durch spätere, rein zufällige äussere Einwirkungen auf den Organismus desselben sich ausbildeten. Keine dieser Thatsachen beweist die Vererbung erworbener Eigenschaften." A. a. O. p. 68.

*) „Physiologie der Zeugung".

stümmelten Thieres auf. So entstand Epilepsie nach Durchschneidung des grossen Hüftnerven, Verunstaltung des Ohres nach Durchschneidung des grossen sympathischen Halsnerven, Augapfel-Vorfall nach Durchschneidung eines bestimmten Gehirntheils (der Corpora restiformia) und alle diese Folgen sollen sich in die folgende, ja bis zur fünften und sechsten Generation hinaus vererbt haben.

Zunächst aber wäre wohl zu fragen, ob es sich hier wirklich um Vererbung und nicht etwa um den viel einfacheren Fall der Ansteckung handelt! Bei Epilepsie wenigstens könnte man immerhin daran denken, dass die Uebertragung eines organisirten Giftes durch die Keimzellen mitspielte, wie bei Syphilis; jedenfalls kennen wir die Natur dieser Krankheit ganz und gar nicht. Bei den andern Fällen ist daran vielleicht gar nicht zu denken, wohl aber muss im Auge behalten werden, dass Thiere, mit denen man solche tiefeingreifende Verstümmelungen des Nervensystems vorgenommen hat, überhaupt krank sind und — wenn sie sich fortpflanzen — jedenfalls schwächliche, von Krankheitsursachen leicht afficirbare Nachkommen produciren. Damit wäre freilich nicht erklärt, warum immer gerade dieselbe krankhafte Abänderung auftritt, wie sie bei den Aeltern künstlich erzeugt wurde, allein dies scheint auch keineswegs immer der Fall zu sein, da Brown-Séquard selbst sagt, dass „die Veränderungen des Auges" bei den Abkömmlingen ausserordentlich verschiedenartige, und nur einigemal den bei den Eltern beobachteten genau gleich gewesen seien."

Immerhin können diese Versuche Beachtung beanspruchen, müssen sich aber auch voll und ganz, bis ins Einzelne der Cautelen- und Controlversuche, der Qualität des dabei verwendeten Dienstpersonals u. s. w. der genauesten Kritik preisgeben, ehe sie wissenschaftliche Anerkennung beanspruchen können.

Bis jetzt ist diesen Bedingungen noch nicht Genüge gethan. Die neueren Versuche liegen nur in kurzer vorläufiger Mittheilung vor, welche über ihre Zuverlässigkeit, über die Täuschungs-Möglichkeiten, über die angewandten Cautelen, ja selbst über die Generationsfolgen der beobachteten Individuen noch keinerlei Urtheil zulassen. Bis zu voller Vorlage der ganzen Versuchsreihen aber wird man mit Du Bois Reymond*) sagen dürfen: „wollen wir ehrlich sein, so bleibt die Vererbung erworbener Eigenschaften eine lediglich den zu erklärenden Thatsachen entnommene und noch dazu in sich ganz dunkle Hypothese."

Es fragt sich nun, ob wir wirklich dieser Hypothese zur Erklärung der Thatsachen bedürfen.

Auf den ersten Blick sieht es nun freilich ganz so aus, und es scheint Tollkühnheit, auch ohne sie auskommen zu wollen. Ganze grosse Gruppen von Erscheinungen lassen sich — so scheint es — nur unter der Voraussetzung verstehen, dass auch erworbene Abänderungen veretbt werden können; so die Veränderungen, die wir dem steten Gebrauch oder Nichtgebrauch einzelner Theile zuschreiben, diejenigen, die wir direc-

*) Rede „über die Uebung", Berlin 1881.

ter Einwirkung des Clima's zuschreiben, und wie sollten wir die Instinkte als „vererbte Gewohnheiten“ begreifen können, ohne die Häufung ihrer Anfangsstufen durch Vererbung der im Einzelleben eingeübten Gewohnheiten anzunehmen?

Ich will nun den Versuch wagen, zu zeigen, dass wir doch auch durch diese Fälle, — soweit sie wenigstens in ihrem Thatbestand klar und unzweifelhaft vorliegen — nicht zur Annahme der Vererbung erworbener Charaktere gezwungen werden.

Es scheint schwierig, ja fast unmöglich, die Vererbung erworbener Charaktere zu läugnen, wenn man an die Wirkungen denkt, welche erwiesenermassen Gebrauch oder Nichtgebrauch auf einzelne Theile oder Organe ausüben. Lamarck hat bekanntlich fast allein aus diesem Princip die Umgestaltung der Organismen abgeleitet; der lange Hals der Giraffe war nach seiner Anschauung durch das Recken desselben nach Blättern der Bäume entstanden, die Schwimmhaut an den Füssen der Vögel durch das Spreizen der Zehen in dem Bestreben eine möglichst breite Wasserschicht damit zu treffen. Es unterliegt nun keinem Zweifel, dass ein Muskel, der häufig geübt wird, an Querschnitt und an Kraft zunimmt, dass Drüsen, welche sehr häufig zur Sekretion gereizt werden, nicht kleiner, sondern grösser werden und in ihrer Leistungsfähigkeit sich steigern, ja die ganze Wirkung der Uebung einzelner Theile unseres Körpers beruht ja eben darauf, dass die Organe durch häufige Functionirung gekräftigt werden. Dies bezieht sich ganz ebenso auch auf das Nervensystem, und der Klavierspieler, der mit rasender

Schnelligkeit bestimmte und höchst verwickelte Bewegungscombinationen seiner Hand- und Fingermuskeln ausführt, hat — wie du Bois Reymond mit Recht hervorhebt — keineswegs blos die betreffenden Muskeln geübt, sondern in ebenso hohem Grade gewisse Gangliengruppen seines Gehirns, welche eben jene Combinationen von Bewegungen auszulösen haben. Ebenso lassen sich, wie bekannt, auch andere Functionen des Gehirns durch Uebung kräftigen und steigern, wie z. B. das Gedächtniss. Die Frage ist nur, ob sich solche durch Uebung erworbene Abänderungen auf die folgende Generation übertragen können. Die Lamarck'sche Theorie setzt es stillschweigend voraus, denn ohne Vererbung wäre eine Steigerung der betreffenden Abänderung durch Uebung vieler aufeinanderfolgender Generationen nicht möglich.

Dagegen ist nun zunächst zu sagen, dass überall, wo in der freien Natur ein Organ durch Uebung gekräftigt wird, dieses Organ eine gewisse Bedeutung für das Leben des Individuums besitzt; sobald dies aber der Fall ist, bemächtigt sich seiner die Naturzüchtung und wählt nur diejenigen Individuen zur Nachzucht aus, welche das Organ in bester Ausführung besitzen. Diese beste Ausführung beruht nun aber keineswegs auf dem Grad von Uebung, dem das Organ während des Einzellebens unterworfen ist, sondern sie beruht in erster Linie auf der Beanlagung des Organs vom Keime her. Die Steigerung, deren ein Organ durch Uebung im Einzelleben fähig ist, ist ja keine unbegrenzte, vielmehr hängt sie ab von der ersten Anlage des Organs.

So wenig man aus der Anlage eines Zwergs durch reichliche Ernährung einen Riesen machen kann, so wenig kann man die Muskeln eines der Anlage nach schwachen Individuums durch Uebung zu denen eines Herkules heranbilden, oder das Gehirn eines zum Dummkopf beanlagten Individuums durch viele Denkübungen zu dem eines Leibnitz oder Kant erziehen. Bei gleicher Uebung wird das der Anlage nach kräftigere Organ stets einen höheren Leistungsgrad erreichen, als das schwächer angelegte. Wenn also Selection die minder leistungsfähigen Individuen beseitigt, *so beseitigt sie damit die vom Keim her schwächer beanlagten Individuen, und die Uebungsresultate des Einzellebens kommen dabei gar nicht in Betracht*, da die Stärke der Uebung bei den Individuen einer Art nahezu gleich sein muss. Die Steigerung eines Organs im Laufe der Generationen beruht also nicht auf einer Summirung der Uebungsresultate des Einzellebens, sondern auf der Summirung günstiger Keimes-Anlagen.

An dieser Beweisführung könnte höchstens angezweifelt werden, ob in der That die einzelnen Individuen einer abändernden Art immer in gleicher Richtung und Stärke der Uebung unterworfen sind. Dies wird man aber sogleich zugeben, sobald man sich einen bestimmten Fall vorstellt. Als die wilde Ente gezähmt und auf Hühnerhöfen gehalten wurde, waren alle Individuen in gleichem Masse mehr als früher auf das Gehen und Stehen angewiesen und ihre Beinmuskulatur wurde in demselben Grade stärker in Anspruch genommen, als früher. Ganz ebenso aber wird es sich verhalten, wenn

der Zwang zu stärkerem Gebrauch eines Organs von irgend welcher Veränderung der Lebensbedingungen im Naturzustande ausgeht; kein Individuum wird sich demselben entziehen können, ein Jedes wird entsprechend seinen Kräften den veränderten Bedingungen gerecht zu werden suchen. Das Mass dieser Kräfte aber beruht eben auf der Keimesanlage, und sobald dann Selection eintritt, so findet sie nur scheinbar zwischen den ausgebildeten Individuen, in Wahrheit aber zwischen den stärkeren und schwächeren Keimes-Anlagen statt.

Was aber für die durch Gebrauch erzeugte Activitäts-Hypertrophie gilt, das hat auch für einen Theil der Fälle von Atrophie oder Verkümmerung in Folge von Nichtgebrauch Geltung.

Schon Darwin hat darauf aufmerksam gemacht, dass die Verkümmerung gewisser Organe unter Umständen nützlich sein kann: So der Verlust der Flügel bei vielen Käfern oceanischer Inseln, wie er speciell für Madeira nachgewiesen ist; Individuen mit schlecht entwickelten, schliesslich mit ganz verkümmerten Flügeln waren hier im Vortheil, da sie nicht durch die häufigen Winde ins Meer geweht werden konnten. Aehnlich steht es mit den Augen des Maulwurfs und verwandter unterirdischer Säugethiere, deren winzige von Haarpolstern gegen Entzündungsreize geschützte Augen vollkommen gut durch Naturzüchtung erklärt werden können. Auch das völlige Verschwinden der Beine bei den Schlangen darf wohl als eine entschiedene Erleichterung des Kriechens durch enge Löcher und Spalten angesehen werden, und die Verkümmerung der Flügel beim

Strauss und Pinguin theilweise als eine Umwandlung des Flugorgans in ein Luft- oder Wasserruder.

Nicht so einfach aber fügen sich diejenigen Fälle einer solchen Auffassung, in denen die Verkümmerung des nichtgebrauchten Organs keinen directen Nutzen für seinen Träger hat. Wenn wir die Augen der Höhlenthiere, seien es Insecten, Kruster, Fische oder Amphibien verkümmert finden, so kann dies wohl kaum irgend einen directen Vortheil für das Thier haben; dasselbe würde auch mit vollkommen ausgebildeten Augen ebensogut im Dunkeln leben können. Grade hierbei kommt eine — wie mir scheint — sehr wichtige Seite der Naturzüchtung in Betracht, nämlich die erhaltende Kraft derselben. Das Beste wird nicht nur geschaffen durch Auswahl des Passendsten, sondern auch erhalten*); mit der Feststellung eines Arttypus, mit der möglichst vollkommenen Anpassung desselben an die innern und äussern Lebensbedingungen, hört der Kampf ums Dasein nicht auf, sondern er nimmt im Gegentheil eher schärfere Formen an, indem nun ganz minutiöse Unterschiede des Baues den Ausschlag über Leben und Tod geben müssen.

Die Raubvögel sind die scharfsichtigsten unter den Vögeln, sollte zuweilen — ich will nicht sagen ein kurzsichtiger — sondern nur ein minder scharfsichtiger zur Welt kommen, so wird dieser schwerlich dem Hunger-

*) Wenn ich nicht irre, so hat zuerst Seidlitz diese Seite des Selectionsprocesses hervorgehoben; vergl. Seidlitz „Die Darwin'sche Theorie", Leipzig 1875, p. 198.

tod auf die Dauer entrinnen, weil er in der Concurrenz mit seines Gleichen immer im Nachtheil sein wird.

Die Scharfsichtigkeit dieser Vögel wird also erhalten durch unausgesetzte Thätigkeit der Naturzüchtung, durch stete Ausmerzung aller minder scharfsichtigen Exemplare. Dies würde mit einem Schlage geändert, wenn irgend eine Raubvogel-Art gezwungen werden könnte, in völligem Dunkel zu leben. Nun wäre die Beschaffenheit der Augen für die Existenz des Individuums, und folglich auch für die Erhaltung der Art eine gleichgültige Sache; vielleicht würden noch zahlreiche Generationen hindurch die scharfen Augen weiter vererbt, aber wenn gelegentlich minder vorzügliche Sehorgane vorkämen, so würden auch diese weiter vererbt, und selbst ganz kurzsichtige, ja fehlerhafte und schlechte Augen würden ihrem Besitzer keinerlei Nachtheil bringen, und es müsste bei der fortwährenden Kreuzung aller möglichen Stufen der Augengüte unabänderlich zuletzt ein minder vortrefflicher Durchschnittsstand der Augen sich feststellen, als er vor dem Einziehen in das lichtlose Wohngebiet vorhanden war.

Man kennt keine im völligen Dunkel lebenden Vögel und es ist auch nicht wahrscheinlich, dass solche gefunden werden, aber man kennt blinde Fische und Amphibien, und bei diesen sind die Augen zwar klein und unter der Haut verborgen, aber sie sind doch vorhanden. Ich glaube, dass diese Thatsache schwer zu vereinigen ist mit der üblichen Ansicht, dass die Augen dieser Thiere lediglich durch den Nichtgebrauch verkümmert sind. Wäre Nichtgebrauch im Stande, ein Organ zu

völligem Schwund zu bringen, so müsste wohl längst jede Spnr von ihnen getilgt sein. Wissen wir doch, dass nach Durchschneidung des Riechnerven beim Frosch das Geruchsorgan selbst vollständig degenerirt, und auch der Schwund und die Entartung des Auges nach künstlicher Zerstörung der nervösen Sehcentren ist eine beträchtliche. Wenn nun die Wirkungen des Nichtgebrauchs schon im Einzelleben so bedeutende sind, so könnte, falls sie sich wirklich vererbten, bei keinem Dunkelthier mehr ein Rest von Auge vorhanden sein.

Die Höhlen von Krain, in welchen der blinde Olm und so manche andere blinde Thiere leben, gehören der Jura-Formation an, und wenn wir auch den Zeitpunkt nicht genau angeben können, wann die Besiedelung derselben, z. B. durch den Proteus, stattgefunden hat, so zeigt doch schon der niedere Bau desselben, dass dies zu einer weit zurückgelegenen Zeit geschehen sein muss, seit welcher viele Tausende von Generationen dieser Art sich gefolgt sind.

So wird man sich nicht wundern können darüber, dass die Rückbildung des Auges einen schon ziemlich hohen Grad erreicht hat, auch wenn man dieselbe lediglich aus dem Nachlass der conservirenden Wirkung der Naturzüchtung ableiten wollte.

Dies ist indessen nicht einmal nöthig, denn es kommen bei der Verkümmerung eines Organs durch Nichtgebrauch noch weitere Motive in Betracht, nämlich die höhere Ausbildung andrer Organe, die Ersatz für den Verlust des schwindenden Organs leisten sollen, oder auch nur einfach die Vergrösserung angrenzender

Theile. Schon diese Letztere allein, wenn sie wenigstens irgend einen Vortheil bietet, sollte wohl das durch Auslese nicht mehr auf seiner Höhe gehaltene Organ mehr und mehr zusammendrücken und ihm den Raum wegnehmen.

Vor Allem aber wird eine gewisse Art von Correlation dabei eine Rolle spielen, der Kampf der Theile im Organismus, wie Roux*) diese Beziehungen neuerdings genannt hat. Es wird kaum irgend ein Fall von Atrophie durch Nichtgebrauch aufzufinden sein, in welchem nicht irgend ein anderes Organ sich um so stärker entwickelt, blinde Thierarten besitzen stets sehr stark ausgebildete Tast-, Hör- und Riechorgane, und der Schwund der Flügelmuskeln des Straussen ist von einer gewaltigen Kräftigung der Beinmuskulatur begleitet. Wenn nun die Menge von Nährstoffen, über welche der Organismus verfügt, eine gegebene ist — und dies ist für eine bestimmte Zeit sicher der Fall — so muss der stärkere Zufluss nach dem einen Organ einen Abfluss von dem andern zur Folge haben, und dies muss sich von Generation zu Generation steigern, in dem Masse, als Naturzüchtung die gewünschte Verstärkung des vicariirenden und zugleich in der Bewerbung um Raum und Blut concurrirenden Organs steigert.

Ohne Zuthun eines Selectionsprocesses zwischen den Individuen wird aber der Kampf der Organe innerhalb des einzelnen Organismus nicht im Stande sein, die Ten-

*) W. Roux, „Der Kampf der Theile im Organismus", Leipzig 1881.

denz zur Anlage des betreffenden Organs aus dem Keim zu entfernen, sie wird vielmehr nur die Entwicklung der noch vorhandnen Anlage hemmen und den Ausbildungsgrad desselben herabsetzen können. Die Anlage selbst aber wird trotz noch so unvollkommner und gehemmter Ausführung doch in jeder folgenden Generation wieder in demselben Grade vorhanden sein, falls eben erworbene Abänderungen nicht vererbbar sind, wie ich es annehme. Der völlige Schwund rudimentärer Organe wird wohl immer nur unter Mitwirkung der Selection zu Stande kommen, indem das schwindende Organ andern, in aufsteigender Entwicklung begriffenen Organen Platz und Stoff vorenthält, und daraus ein auf seine gänzliche Entfernung gerichteter Züchtungsprocess resultirt. Die schwächere Keimesanlage des betreffenden Organs ist dann die bevorzugte, und es steht Nichts im Weg, sich diesen Selections-Process so lange fortgesetzt zu denken, bis jede Anlage des Organs aus dem Keim verschwunden ist. Wie langsam dies aber geht, wie ausserordentlich zäh rudimentäre Organe wenigstens im Keime noch festgehalten werden und wie ganz allmälig und schrittweise sie vollständig ausgetilgt werden, das sehen wir vielleicht am deutlichsten an den Gliedmassen der Wirbelthiere und Arthropoden. Bei der Blindschleiche fehlen zwar die Gliedmassen selbst aber ein verkümmerter Schultergürtel liegt noch unter der Haut, und ganz kürzlich haben wir die interessante Thatsache erfahren*), dass bei jungen

---

*) Vergl. Born im „Zoolog. Anzeiger“ 1883, Nr. 150, p. 537.

Embryonen auch die Vorderbeine selbst noch als kurze Stummel angelegt werden, um sich dann aber rasch und vollständig wieder zurückzubilden. Bei den meisten Schlangen fehlt im ausgebildeten Thier jede Spur von Extremitäten, ob auch im Embryo, ist durch die bis jetzt vorliegenden Untersuchungen kaum schon als erwiesen anzusehen. Ich erinnere ferner an die sehr verschiednen Stadien der Rückbildung, auf welchen sich die Gliedmassen der Molche befinden, und an die Vordergliedmassen des Hesperornis, jenes merkwürdigen Zahnvogels aus der Kreide, welche nach Marsh*) nur noch aus einem ganz dünnen und verhältnissmässig kleinen Oberarmknochen bestanden und vermuthlich ganz unter der Haut verborgen lagen u. s. w. Die Wasserflöhe (Daphnoiden) zeigen im Embryo drei völlig deutliche und beinahe gleich grosse Kieferpaare, von denen aber zwei sehr bald vollständig verkümmern und sich bei keiner Art noch zu Kiefern entwickeln. Ebenso werden bei den madenförmigen, beinlosen Larven der Bienen und Wespen noch immer die drei Beinpaare ihrer Vorfahren im Embryo angelegt u. s. w.

Es scheint nun allerdings Fälle zu geben, in denen Veränderungen erworbener Natur erblich geworden sind, ohne dass Natur-Auslese irgendwie dabei activ im Spiele sein kann. Dahin gehört die Kurzsichtigkeit des civilisirten Menschen.

Dieselbe ist sicherlich zum Theil erblich, und man

*) Marsh, „Odontornithes, a Monograph on the extinct toothed Birds of North America", Washington, 1880.

hat dies bisher, soviel mir bekannt, als Vererbung erworbener Abänderungen gedeutet und sich also vorgestellt, dass erworbene Kurzsichtigkeit sich in geringem Grad vererben könne, und jede der folgenden Generationen, soweit sie durch habituelles Sehen in die Nähe selbst wieder kurzsichtig werde, die angeborene Anlage zum Kurzsichtigwerden steigere.

Allein man muss sich erinnern, dass die Refraktionsunterschiede des Auges beim Menschen längst der erhaltenden Controle der Naturzüchtung enthoben sind. Ein blinder Mensch würde allerdings im Kampf ums Dasein mit den Sehenden unterliegen müssen, aber Kurzsichtigkeit hindert nicht am Nahrungserwerb; kurzsichtige Luchse, Falken, Gazellen würden durch Auslese vernichtet, auch kurzsichtige Indianer, aber kurzsichtige Europäer der höheren Gesellschaftsklassen finden Beschäftigung und Brod. Es wird also hier in Bezug auf Fern- oder Nahsichtigkeit dasselbe Schwanken des Organs eintreten müssen, welches ich vorhin für das Auge der Höhlenthiere in seiner Totalität annahm. Wenn wir desshalb erbliche Kurzsichtigkeit nicht so gar selten in Familien antreffen, so kann dieselbe sehr wohl auf Vererbung zufälliger Keimes-Anlagen zurückgeführt werden, anstatt auf Vererbung erworbener Kurzsichtigkeit. Eine sehr grosse Zahl von Kurzsichtigen verdankt ihren Mangel gar nicht der Vererbung, sondern hat ihn selbst erworben, denn es unterliegt keinem Zweifel, dass ein normales Auge durch anhaltendes Sehen in die Nähe im Laufe eines Lebens kurzsichtig gemacht werden kann, auch wenn gar keine ererbte Neigung dazu nachweisbar ist.

Gewiss tritt dies leichter ein, wenn ohnehin schon das Auge seiner Anlage nach nicht normalsichtig war, aber die unter uns so weite Verbreitung dieser Anlage möchte ich nicht aus der Vererbung erworbener Kurzsichtigkeit, sondern eben aus einer gewissen Variabilität des Auges ableiten, wie sie die nothwendige Folge des Mangels einer Controle durch Naturzüchtung ist. Man könnte dieses Nachlassen der conservirenden Wirkung der Selektion als Panmixie bezeichnen, insofern dabei alle Individuen zur Fortpflanzung gelangen, sich miteinander vermischen, nicht blos die im Ganzen oder in Bezug auf ein einzelnes Organ Bestausgestatteten. Es scheint mir, dass ein grosser Theil der Abänderungen, welche man dem direkten Einfluss äusserer Lebensbedingungen zuschreibt, dieser Panmixie zuzuschreiben ist; so beruht z. B. die grosse Variabilität der meisten Hausthiere wohl wesentlich auf ihr.

Wenn eine Gans oder Ente, die im Naturzustand ein guter Flieger sein musste, auf dem Hühnerhof nicht mehr zu fliegen braucht, um sich reichliche Nahrung zu verschaffen, so hört die scharfe Auslese der guten Flieger unter ihren Nachkommen auf, und es muss nothwendig im Laufe der Generationen eine Verschlechteruug des Flugorganes eintreten, und ganz ähnlich wird es sich mit einer grossen Zahl der übrigen Theile und Organe des Vogels verhalten.

Gerade dieses Beispiel zeigt aber deutlich, dass die Verkümmerung eines Organs nicht direct durch den Nichtgebrauch bestimmt wird, denn obgleich diese Hausthiere ihre Flügel wenig gebrauchen, so sind doch ihre

Flügelmuskeln nicht verkümmert, wie jeder Gänsebraten beweist, ja sie scheinen wenigstens bei der Gans nicht einmal in irgend merklichem Grade abgenommen zu haben.

Die zahlreichen und genauen Untersuchungen, welche Darwin an unserm zahmen Geflügel mittelst Messungen und Wägungen ihrer Knochen angestellt hat, scheinen mir doch nicht blos der Auslegung fähig zu sein, welche er ihnen gibt. Wenn bei der zahmen Ente die Flügelknochen ein geringeres Gewicht zeigen, als die der Wildente im Verhältniss zum Gewicht der Beinknochen, und wenn dies, wie Darwin gewiss ganz richtig annimmt, nicht auf einem Kleinerwerden der Flügel, sondern auf einem Grösserwerden der Beine beruht, so ist doch damit noch nicht erwiesen, dass Letzteres auf der vererbten Wirkung des jetzt verstärkten Gebrauchs beruht. Es könnte vielmehr ganz wohl einerseits auf dem Nachlass der conservirenden Wirkung der Selection, auf Panmixie, welcher natürlich erblich wirkt, und andrerseits auf dem directen Einfluss des stärkeren Gebrauchs während des Einzellebens beruhen. Wissen wir doch durchaus nicht, wieviel in dieser Richtung verstärkter Gebrauch während eines Einzellebens zu leisten im Stande ist. Wenn man beweisen wollte, dass Gebrauch und Nichtgebrauch direct und ohne Mitspielen von Selection erbliche Wirkungen hervorbringe, so müsste man wilde Thiere, z. B. Wildenten, domesticiren und zwar mit Erhaltung aller Nachkommen, also mit Ausschluss jeder Selection. Wenn dann die zweite, dritte — nte Generation so gezähmter Enten in allen Individuen die gleichen

Veränderungen zeigte, und wenn diese Veränderungen sich von Generation zu Generation steigerten und zugleich ihrer Natur nach als Wirkung von Gebrauch und Nichtgebrauch angesehen werden müssten, dann dürfte vielleicht die Vererbbarkeit dieser Wirkungen als bewiesen angesehen werden, obwohl man immer im Gedächtniss behalten muss, dass Domestication nicht blos direct den Organismus beeinflusst, sondern auch indirect durch Erhöhung seiner Variabilität in Folge aufgehobener Selection. Solche Versuche sind aber noch nicht mit genügender Schärfe angestellt worden*).

Auch die Entstehung und Abänderung der Instinkte denkt man sich gewöhnlich von der Uebung gewisser Muskelgruppen und Nervenbahnen während des Einzellebens abhängig, und von allmäliger Steigerung des Uebungsgrades durch Vererbung der Uebungsresultate von einer Generation auf die andere. Ich halte dies für durchaus nicht richtig, sondern glaube, dass alle Instinkte rein nur durch Selection entstehen, dass sie nicht in der Uebung des Einzellebens, sondern in Keimesvariationen ihre Wurzel haben.

Warum sollte der Instinkt z. B. vor Feinden zu flüchten, nicht dadurch entstanden sein, dass das von Natur furchtsamere, schreckhaftere Individuum häufiger überlebte, als das sorgloser angelegte? Man wird etwa dagegen einwenden, dass die Vögel unbewohnter

*) Vergl. Darwin „das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication", Deutsche Ausgabe, 2. Auflage, Bd. I, p. 309 und 310.

Inseln, die zuerst den Menschen noch gar nicht scheuten, schon „nach wenigen Generationen“ den Instinkt der Menschenfurcht ausgebildet hatten, was doch unmöglich durch Selection so schnell hätte geschehen können. Aber handelt es sich denn hier um die Entstehung eines neuen Triebs, und nicht vielmehr um die Vermehrung derjenigen Eindrücke (Wahrnehmungen Schneider *), welche den bereits längst vorhandenen Flüchtungstrieb auslösen, um einen neuen, den des Menschen? Und hat Jemand den Versuch gemacht, ob die jungen Vögel der zweiten oder dritten Generation auch schon vor dem Menschen erschrecken, oder ob nicht vielmehr die Erfahrung des einzelnen Vogels hier gewaltig mit im Spiel ist? Ich meinerseits bin sehr geneigt, anzunehmen, dass schon in der ersten Generation, welcher der Mensch als Feind gegenüber trat, sich bald die Gewohnheit, vor ihm zu flüchten, ausbildete. Sieht man doch dieselbe Vogelschaar, die kurz vorher noch sorglos den Menschen umspielte, scheu und äusserst vorsichtig werden, sobald ein paar Flintenschüsse auf sie abgefeuert wurden. Beim Vogel spielt eben die Intelligenz schon erheblich mit. Daraus folgt aber noch keineswegs, dass diese individuelle Gewohnheit sich nun auch vererbt haben muss, es kann vielmehr sehr wohl erst eines langen Selectionsprocesses bedurft haben, ehe die Wahrnehmung des Menschen auch in dem jungen, noch unerfahrenen Vogel den Flüchtungstrieb sofort erweckte. Leider sind die Beobachtungen über diese Verhältnisse lange nicht präcis genug, um eine Entscheidung zu gestatten.

*) Vergl. „der thierische Wille“, Leipzig, 1880.

Auch das vielcitirte Beispiel des jungen Vorstehhundes der „ungelehrt, ohne Vorbild, im subtropischen Gestrüpp die Eidechse stand, wie seine Eltern das Rebhuhn auf der Ebene von Saint-Denis“, oder der ohne noch die Wirkung des Schusses zu kennen, beim ersten Schuss laut bellend vorsprang, um die Beute zu apportiren, dürfen gewiss nicht als Vererbung von Gedächtnissbildern, also z. B. des Schusses, sondern als Vererbung von Reflexmechanismen, aufgefasst werden. Der junge Hund springt auf den Schuss hin vor, nicht weil er von seinen Eltern die Ideenassociation: Schuss und Beutestück ererbt hätte, sondern weil er den Reflexmechanismus geerbt hat: Knallempfindung — Vorstürzen. Wie nun dieser Wahrnehmungstrieb, — um mit Schneider zu reden — entstanden ist, das ist nicht ohne neue Versuche auszumachen; es scheint mir aber gar nicht undenkbar, dass hier die künstliche Züchtung mit im Spiel ist, und dass es sich hier nicht um Vererbung einer Dressur, sondern um Steigerung einer Keimesanlage durch Selection handelt.

Wie vorsichtig man sein muss in der Heranziehung der Uebung, und ihrer durch Vererbung übertragbaren Resultate, das zeigen am besten die zahlreichen Instinkte, welche nur ein einziges Mal im Leben zur Ausübung gelangen, bei denen also von Uebung keine Rede sein kann. Die Bienenkönigin unternimmt nur ein einziges Mal ihren Hochzeitsflug, und wie viele und complicirte Instincte und Reflexmechanismen kommen dabei in Betracht! Auch die Eiablage geschieht von zahlreichen Insecten nur ein Mal

im Leben und doch wissen sie genau, ob die Eier nur einfach ins Wasser fallen zu lassen, oder mühsam an die Unterseite von Steinen auf dem Grunde zu kleben sind, ob sie an eine bestimmte Pflanzenart, und an welchen Theil derselben sie zu legen sind, und auch hierbei kommen oft die complicirtesten Handlungen in Betracht. Es ist geradezu erstaunlich, einer gewissen Gallwespe zuzusehen (Rhodites Rosæ), die ihre winzigen Eier in den Grund einer jungen Triebknospe legt! Mit welcher Vorsicht sie zuerst die Knospe von allen Seiten betrachtet und betastet mit Füssen und Fühlern, endlich den langen Legebohrer zwischen die festgefugten Deckblätter der Knospe langsam einschiebt, um ihn gar manches Mal, wenn es nicht die ganz richtige Stelle war, wieder zurückzuziehen, und zuletzt, wenn sie diese gefunden, ihn langsam und bohrend bis tief in das innerste Mark der Knospe einzusenken, so dass die Eier nun an den Punkt gelangen, an dem sie allein ihre Entwicklungsbedingungen vorfinden.

Nun legt allerdings jede Gallwespe mehrere Male Eier ab, und insofern könnte ja allenfalls von Vervollkommnung durch Uebung die Rede sein, wenn freilich auch kaum Viel von einer Uebung erwartet werden kann, die etwa ein Dutzend Mal kurz hintereinander ausgeführt wird und die sich zugleich auf eine so complicirte Handlung bezieht.

Ganz ebenso aber steht es mit der Eiablage der meisten Insekten. Wie soll Uebung irgend einen Einfluss gehabt haben auf die Entstehung des Instinktes, welcher einen unserer Tagschmetterlinge, das Landkärt-

chen, Vanessa levana lehrt, seine grünen Eier in einreihigen, langen, frei vom Stengel oder dem Blatt abstehenden Säulchen abzulegen, so dass sie zu ihrem Schutz den Blüthenknospen der Brennessel auf's täuschendste gleichen, auf welcher die Räupchen ihre Nahrung finden?

Natürlich hat der Schmetterling keine Ahnung von dem Nutzen seiner Handlungsweise; Intelligenz ist also dabei in keinem Grade im Spiel. Die Handlungsweise des Thieres beruht auf angebornen anatomischen und physiologischen Einrichtungen, auf dem Bau des Eierstocks und des Eileiters, auf der gleichzeitigen Reifung einer gewissen Anzahl von Eiern, und auf gewissen sehr complicirten Reflexmechanismen, die dasselbe zwingen, die Eiablage an bestimmter Stelle einer bestimmten Pflanze vorzunehmen. Gewiss ist Schneider völlig im Recht, wenn er diesen Mechanismus ausgelöst werden lässt durch ein Gefühl, welches von der Wahrnehmung der betreffenden Pflanze oder Pflanzentheils, sei es durch Gesicht oder Geruch oder durch Beides erregt wird*). Allein Uebung und die Vererbung erworbener Eigenschaften können wir hier zur Erklärung nicht herbeiziehen, und die Entstehung solcher Triebe lässt sich auf keine andere Weise verstehen als durch Selections-Processe.

Auch die Schutzhüllen, welche zahlreiche Insekten bei ihrer Verpuppung anfertigen, gehören hierher, denn auch sie werden nur ein einziges Mal im Leben verfer-

*) Vergl. Schneider „der thierische Wille“.

tigt, Uebung fällt also auch hier vollständig aus. Und dennoch sind dieselben oft ungemein complicirt; man denke nur an das beinahe unzerreissbar zähe birnförmige Gespinnst des Nachtpfauenauges, das der Schmetterling nicht verlassen könnte, wenn er nicht eine Oeffnung daran anbrächte, und das ihn doch wieder nicht vor seinen Feinden schützen würde, versähe er nicht diese Oeffnung mit einem Kranz von spitzen, nach aussen wie eine Fischreuse convergirenden steifen Borsten, so dass er selbst zwar bequem hinaus, Niemand aber herein kann. Der Trieb, der dieses complicirte Gespinnst hervorbringt, kann nur durch Selection entstanden sein; natürlich nicht im Laufe einer Artgeschichte, sondern im Laufe zahlreicher auf einander folgender Arten durch immer weitere Steigerung der Anfangsstufen der Gespinnstbildung. Es sind uns ja auch heute noch eine ganze Anzahl von Arten bekannt, die ähnliche, wenn auch weniger vollkommene Gespinnste verfertigen, bis zurück zu solchen, die nur einen lockeren, aber ringsum geschlossenen Cocon verfertigen.

In Complicirtheit unterscheidet sich der Spinntrieb des Nachtpfauenauges wohl kaum von dem einer Radspinne; wenn aber der erstere sich ohne Uebung des einzelnen Individuums ausgebildet hat — und das müssen wir annehmen — dann kann es auch der letztere, und dann liegt kein Grund und auch kein Recht vor, die gänzlich unerwiesene Vererbung erworbener Fertigkeiten mit herbeizuziehen zur Erklärung dieser und tausend anderer Triebe.

Man könnte nun einwerfen, dass beim Menschen

ausser den allen Individuen angeborenen Instinkten noch besondere individuelle Anlagen vorkommen, so hoch entwickelter Natur, dass sie unmöglich plötzlich durch individuelle Keimes-Variation entstanden sein könnten, dass diese Anlagen, Talente genannt, aber auch nicht durch Naturzüchtung entstanden sein könnten, weil von ihrem Besitz das Leben in keiner Weise abhängt, dass somit zur Erklärung ihrer Entstehung Nichts übrig bleibt, als die Annahme einer Summirung der in jedem Einzelleben durch Uebung erlangten Fertigkeiten. Da hätten wir also dann doch die Nothwendigkeit der Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften.

Nun kann in der That nicht entfernt geläugnet werden, dass alle Anlagen im Einzelleben durch Uebung gesteigert, ja sogar bedeutend gesteigert werden können, und wenn die Talente, z. B. die Begabung für Musik, Malerei, Sculptur, Mathematik einfache Grössen wären, die auf der An- oder Abwesenheit eines bestimmten Organs im Gehirn beruhten, so wäre für ihre Entstehung und Steigerung bei Ausschluss der Naturzüchtung in der That kein anderer Weg zu finden, als der der Uebertragung der Uebungs-Resultate von einer Generation auf die andere. Allein Talente beruhen nicht auf dem Besitz eines besondern Gehirntheils, sie sind überhaupt nichts Einfaches, sondern sind Combinationen geistiger Anlagen von oft sehr zusammengesetzter Natur; sie können nur auf besonderer Erregbarkeit und leichter Leitbarkeit gewisser Nervenbahnen des Gehirnes beruhen, wohl auch auf stärkerer Entwicklung einzelner Hirntheile. Es scheinen mir keinerlei Beweise vorzu-

liegen, dass Talente durch Uebung innerhalb einer längeren Generationsfolge gesteigert worden wären. Allerdings lehrt die Familie Bach dass das musikalische, die Familie Bernoully dass das mathematische Talent sich durch Generationen hindurch vererben kann, das sagt aber Nichts über ihre Entstehung aus, und die höchsten Leistungen dieser Talente liegen in beiden Familien nicht am Ende der Generationsfolge, wie es der Fall sein müsste, wenn die Uebungsresultate sich vererbten, sondern in der Mitte. Sehr häufig auch sind Talente scheinbar plötzlich aufgetreten in einzelnen Gliedern einer Familie, die sich niemals vorher in dieser Richtung ausgezeichnet hatte.

Gauss ist nicht der Sohn eines Mathematikers gewesen, Händels Vater war Wundarzt, und man weiss Nichts von einer musikalischen Begabung desselben, Tizian war der Sohn und Enkel eines Advokaten, er und sein Bruder Francesco Vecellio waren die ersten Maler der Familie, denen noch sieben andere in absteigender Begabung folgten. Das beweist gewiss nicht, dass die Dispositionen der Nervenbahnen des Gehirns, welche das specifische Talent ausmachen, ganz nagelneu aufgetreten wären bei diesen Männern, sie waren sicherlich in den Aeltern schon vorbereitet, wenn sie auch nicht zum äussern Ausdruck gelangten, aber es beweist, wie mir scheint, dass der hohe Grad von Begabung nach bestimmter Richtung, den wir Talent nennen, nicht durch Uebung der vorausgegangenen Generationen entstanden sein kann, d. h. nicht durch Uebung des Gehirns in derselben specifischen Richtung.

Mir scheint das Talent auf glücklicher Combination ererbter, einseitig gesteigerter, aber im Allgemeinen schon hoher geistiger Anlagen zu beruhen. Physiologisch nachzuweisen, wie diese Combinationen entstehen, ist natürlich für jetzt unmöglich, es ist aber recht wahrscheinlich, dass dabei die Kreuzung der älterlichen Anlagen eine sehr bedeutende Rolle spielt, wie schon der Goethe'sche Ausspruch über seine eigne Begabung so schön als scharfsinnig andeutet:

„Vom Vater hab' ich die Natur
Des Lebens ernstes Führen,
Vom Mütterchen die Frohnatur
Die Lust zum Fabuliren“ u. s. w.

Dass Talente in der That nur bestimmte Combinationen gewisser hochentwickelter Geistesanlagen sind, die sich in jedem Gehirn finden, darauf weist schon die häufige Vereinigung mehrerer Talente in einem Menschen, sowie das Auftreten verschiedener hochgradiger Talente bei den Gliedern ein und derselben Familie. Viele Maler sind zugleich vortreffliche Musiker gewesen, und sehr häufig findet man geringere Grade beider Talente in einem Menschen vereinigt. Andrerseits begegnen wir in der Familie Feuerbach einem bedeutenden Juristen, einem bedeutenden Philosophen und einem höchst talentvollen Maler, und in der Familie Mendelssohn einem Philosophen und einem Musiker. In demselben Sinne spricht auch das häufige Auftreten eines bestimmten Talentes je nach der allgemeinen Geistesströmung einer Zeit. Wie viele Dichter tauchten in Deutschland auf

zur Zeit der empfindsamen Periode am Ende des vorigen Jahrhunderts, und wie gänzlich verschwunden schien alle dichterische Begabung während des 30jährigen Kriegs, während dessen freilich noch Anderes darnieder lag. Wie zahlreiche Philosophen tauchten auf in der nach-Kantischen Periode, und wie beinahe verschwunden schien die philosophische Begabung im deutschen Volke zur Zeit der Herrschaft jener extremen, die Speculation verschmähenden „exakten Naturforschung".

Wo Akademien errichtet werden, da tauchen die Schwanthalers, Defreggers, Lenbachs aus demselben Volksstamm auf, von dessen künstlerischer Begabung man lange Zeit hindurch Nichts mehr gehört hatte. Heute sind vielleicht Manche Naturforscher, die sonst Dichter oder Philosophen geworden wären, hätten sie zur Zeit Bürger's, Uhland's oder Schelling's gelebt. Auch zum Naturforscher gehören bestimmt gerichtete Geistesanlagen, gehört Talent, wenn auch das Specifische daran nicht so in die Augen springt; ja man kann noch weiter gehen und sagen, dass zum Physiker, zum Chemiker eine andere Combination der Gehirnanlagen gehört, als zum Botaniker und Zoologen. Dennoch werden weder Physiker noch Botaniker geboren, und es hängt in den meisten Fällen vom Zufall ab, ob ihre Begabung gerade nach dieser Richtung zur Entwicklung kommt.

Lessing hat gefragt, ob Raphael, wenn er ohne Hände geboren wäre, minder ein grosser Maler gewesen wäre; man könnte aber ganz wohl auch fragen, ob er nicht vielleicht ebensowohl ein grosser Musiker geworden

wäre, hätte er statt zur Zeit des geschichtlichen Höhepunkts der Malerei in einer Zeit hochentwickelter Musik und unter günstigen persönlichen Umständen dafür gelebt. Ein grosser Künstler ist immer auch ein grosser Mensch, und wenn ein Solcher für seine Begabung nach der einen Seite äusserliche Hemmung findet, so bricht sie sich nach der andern freie Bahn.

Mit allem Diesem will ich nur sagen, dass mir die Talente nicht auf der Steigerung einer bestimmten Gehirnqualität durch Uebung zu beruhen scheinen, sondern dass sie der Ausfluss, gewissermassen das Nebenprodukt des im Allgemeinen hochentwickelten menschlichen Geistes sind.

Wenn aber Jemand fragen sollte, ob denn diese im Laufe unzähliger Menschen-Generationen erlangte hohe geistige Entwicklung nicht ihrerseits auf den vererbten Wirkungen der Uebung beruhe, so muss ich daran erinnern, dass die menschliche Intelligenz im Allgemeinen das Hauptmittel, die Hauptwaffe ist, deren sich der Mensch im Kampf ums Dasein bedient hat und noch bedient*). Auch in unserm jetzigen, durch vielfache künstliche Eingriffe verschrobenen und unnatürlichen Zustand der civilisirten menschlichen Gesellschaft, gibt doch noch immer der Grad von Intelligenz des Einzelnen vor Allem den Ausschlag über Untergang oder Fortdauer, und im Naturzustand oder besser in niederen Culturzuständen ist dies in noch viel höherem Grade der Fall.

*) Vergl. Ch. Darwin „die Abstammung des Menschen“ etc., übersetzt von V. Carus, 3. Auflage, Stuttgart 1875, p. 165 u. f.

Hier stehen wir also wieder vor den Wirkungen der Naturzüchtung, oder müssen ihr doch jedenfalls einen grossen Theil der betreffenden Erscheinung zuschreiben, und können nicht nachweisen, dass ausser ihr auch noch Vererbung durch Uebung erworbener Fähigkeiten dabei im Spiel ist.

Ich wüsste überhaupt nur einen Kreis von Veränderungen der Organismen, bei welchem die Erklärung durch blosse Keimesänderung auf ernstliche Schwierigkeiten stösst, und dies sind die Abänderungen, welche als directe Folge von veränderten äusseren Bedingungen auftreten. Allein gerade über sie ist auch das letzte Wort noch lange nicht gesprochen, wir kennen den Thatbestand noch keineswegs genau genug, um über die Ursachen derartiger Abänderung ein sicheres Urtheil zu haben und aus diesem Grunde will ich auch hier nicht näher darauf eingehen.

Man hat stets unter der Voraussetzung beobachtet, dass solche z. B. durch fremdes Klima erzeugten Abänderungen sich durch Vererbung von einer Generation auf die andere übertragen und häufen, und hat desshalb nicht immer scharf genug beobachtet. Auch wird nicht leicht zu sagen sein, ob das veränderte Klima nicht zunächst die Keimzelle verändert, und in diesem Falle würde eine Cumulirung des Effektes durch Vererbung auf keine Schwierigkeit stossen. Dass z. B. reichlichere Ernährung eine Pflanze nicht nur üppiger wachsen macht, sondern sie auch in bestimmter Weise verändert, ist bekannt, und es würde wunderbar sein, wenn nicht auch die Samen derselben grösser und mit reich-

licherer Nahrung versehen sein sollten. Wiederholte sich diese Art der Ernährung, so wäre eine weitere Steigerung in der Grösse der Samen und der Ueppigkeit und der aus dieser resultirenden Abänderung der Pflanze, wenn nicht nothwendig, so doch denkbar. Dies würde aber keineswegs eine erbliche Uebertragung erworbener Charaktere sein, sondern nur die Folgen einer directen Beeinflussung der Keimzellen und besserer Ernährung während des Wachsthums*).

Eine ähnliche Auslegung lässt sich im umgekehrten Fall anwenden. Werden gewöhnliche Pferde auf die Falklandsinseln gebracht, so nehmen sie schon in der ersten dort geborenen Generation durch die schlechte Nahrung und das feuchte Klima an Grösse erheblich ab und „nach einigen Generationen sind sie ganz schlecht." Man braucht hier nur anzunehmen, dass das für Pferde ungeeignete Klima und die schlechte Nahrung nicht blos die ganzen Thiere, sondern auch ihre Keimzellen

---

*) Es wäre theoretisch sogar denkbar, dass solche Keimzellen nicht gleichmässig, in allen ihren Molekülen von einer Veränderung der äusseren Bedingungen betroffen würden, vielmehr nur partiell, in gewissen Molekülgruppen. Daraus würden dann Abänderungen nur gewisser Theile des fertigen Organismus resultiren, aber diese brauchten nicht nothwendig die gleichen zu sein, welche etwa in der wachsenden Pflanze durch dieselben äussern Einflüsse veranlasst würden und selbst, wenn dies der Fall wäre, läge immer noch keine Vererbung erworbener Eigenschaften vor.

trifft: Auch hier handelt es sich nur um eine andere, nämlich geringere Ausstattung der Keimzellen, zu der dann noch die mangelhafte Ernährung während des Wachsthums kommt, nicht aber um Uebertragung von bestimmten Eigenschaften durch die Keimzellen, welche erst am ausgebildeten Pferd in Folge des Klima's aufgetreten wären.

Immerhin wird man zugeben müssen, dass es Fälle gibt, so die klimatischen Varietäten der Schmetterlinge, die sich für jetzt nur gewaltsam einer derartigen Erklärung fügen, und ich selbst habe vor Jahren einen solchen Fall experimentell näher geprüft*), den ich auch heute nach den bis jetzt vorliegenden Thatsachen noch nicht anders zu erklären wüsste, als ich es damals gethan habe, nämlich durch Vererbung passiv d. h. durch direkte Wirkung des Klima's erworbener Abänderungen. Allein es ist dabei zu bedenken, dass meine Versuche, wenn sie auch später von H. W. Edwards an andern (amerikanischen) Arten wiederholt und ihre Resultate in allen Hauptsachen bestätigt wurden, doch durchaus nicht im Hinblick auf die hier betonten Gesichtspunkte angestellt waren. Neue und in anderer Weise variirte Versuche werden nöthig sein, um auch nach dieser Seite hin sicheren Aufschluss zu geben, und ich habe bereits solche in Angriff genommen.

Sieht man für den Augenblick von diesen zweifelhaften, weiterer Untersuchung harrenden Fällen ab, so

*) „Studien zur Descendenztheorie, I. Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge.“ Leipzig 1875.

wird man doch sagen dürfen, dass die Annahme, es theilten sich die Veränderungen, welche auf äussere Veranlassung hin an dem fertigen Organismus auftreten, seinen Keimzellen im Sinne der Darwin'schen Pangenesis mit, zur Erklärung der Erscheinungen durchaus entbehrlich ist. Damit ist freilich noch nicht gesagt, dass nicht dennoch eine solche Uebertragung gelegentlich mitspielt, denn wenn auch der grössere Theil der Wirkung auf Rechnung der Naturzüchtung zu setzen ist, so könnte ja immerhin doch ein kleinerer Theil in gewissen Fällen auf dem auszuschliessenden Faktor beruhen.

Ein vollkommen befriedigender auf alle Fälle sich erstreckender Gegenbeweis lässt sich zur Stunde nicht führen, man kann nur darauf hinweisen, dass eine solche Annahme neue, gänzlich dunkle Kräfte einführen würde, und dass es unzählige Fälle gibt, in denen jede Uebung und jede Mitwirkung der Vererbung erworbener Eigenschaften ausgeschlossen werden kann. Wir haben für die meisten Abänderungen der Farbe keine andere Erklärung, als die der Auslese des Passendsten *), und bei allen Formveränderungen, welche nicht vom Willen des Thieres beeinflusst werden können, verhält es sich ebenso; die zahllosen Anpassungen z. B. an den Eiern der Thiere, ihrer Skulptur, ihren Stielen, um sie vor Feinden zu sichern, ihren Schutzhüllen von complicirter Structur, um sie vor Austrocknung oder heftiger Wirkung der Kälte zu schützen,

*) Wenn man hierunter auch die Färbungen begreift, welche durch geschlechtliche Züchtung hervorgerufen sind.

müssen alle völlig unabhängig von jeder Willensäusserung des Thieres, von jeder bewussten oder unbewussten Action desselben entstanden sein; von den gänzlich willenlosen Pflanzen will ich gar nicht reden, weil sie meiner speciellen Kenntniss ferner liegen. In den betreffenden Fällen kann auch nicht davon die Rede sein, dass die Anpassungen etwa auf dem Kampfe der Theile des Organismus (Roux) beruhten, dass eine Auslese z. B. stattfände zwischen den Epithelzellen, welche die Eischale eines Kiemenfusses (Apus) bilden, denn für das eibildende Individuum ist es ganz gleichgültig, ob es bessere oder schlechtere Eischalen liefert, erst unter seinen Nachkommen findet die Auswahl statt, und die Keime, deren Eischalen ungenügend befunden werden, der Kälte oder der Trockniss zu widerstehen, gehen zu Grunde.

In allen solchen Fällen haben wir keine andere Auskunft als die der Selection und wir müssen auf eine natürliche Erklärung einfach verzichten, wenn wir diese nicht acceptiren wollen. Es liegt nun aber auch, wie mir scheint, kein Grund vor, sie für ungenügend zu halten. Man hat freilich auch in neuester Zeit wieder behauptet, es sei undenkbar, dass alle die wunderbaren Anpassungen der Organismen an die Aussenwelt auf Auslese der Individuen beruhten, da dazu eine unendliche Zahl von Individuen und unendliche Zeiträume gehörten und hat besonders dabei betont, dass die gewünschten nützlichen Abänderungen doch immer nur selten und vereinzelt unter einer sehr grossen Anzahl von Individuen vorkommen könnten.

Besonders der letzte Einwand hat nach den bis-

herigen Vorstellungen von Naturzüchtung den Schein einer gewissen Berechtigung, denn in der That werden sich nützliche Abweichungen von bedeutenderem Betrag nur selten darbieten und in vielen Generationen gar nicht. Wenn man sich die Umwandlungen desshalb in grösseren Schritten und durch Variationen von qualitativer Natur geschehend denkt, so wird man über dieses Hinderniss nicht wegkommen. Ich glaube aber, dass man von den Variationen grösseren Betrages, wie sie bei domesticirten Thieren und Pflanzen nicht selten vorkommen, bei den Processen der Artumwandlung, wie sie in der freien Natur vor sich gehen, vollständig abzusehen hat, dass hier überhaupt nicht qualitative, sondern nur quantitative Unterschiede der Individuen das Material der Naturzüchtung bilden, solche aber sind immer vorhanden!

Ein einfaches Beispiel wird dies am besten veranschaulichen: Gesetzt es käme bei einer Art, — denken wir etwa an die Vorfahren der Giraffe — darauf an, einen Theil des Körpers zu verlängern, z. B. den Hals, so würde dies in relativ kurzer Zeit erreicht werden können, denn die Individuen besitzen von vornherein verschiedene Halslängen und die Variationen, deren die Naturzüchtung bedarf, sind somit gegeben. Nun variiren aber alle Organe einer jeden Art in der Grösse, und ein jedes von ihnen muss somit, sobald dies von ausschlaggebender Nützlichkeit wird, dauernd und progressiv vergrössert werden können. Aber nicht nur die Organe als Ganzes, sondern auch ihre einzelnen Theile

schwanken in Grösse und Zahl und müssen somit — unter gegebenen Verhältnissen — durch Auslese vergrössert oder verkleinert, vermehrt oder vermindert werden können. Die qualitativen Unterschiede aber beruhen, wie mir scheint — immer nur auf verschiedener Grösse oder Zahl der einzelnen Theile eines Ganzen. Eine Hautfläche erscheint uns nackt, welche in Wahrheit mit einer Menge feiner kleiner Härchen besetzt ist, vergrössern sich die Haare und vermehrt sich ihre Zahl bis zu dichter Besetzung, so nennen wir die Haut dicht behaart. So erscheint uns die Haut mancher Würmer und Krustenthiere farblos, in deren Hautzellen wir doch mit dem Mikroskop eine Menge prachtvoller Farbtheilchen erkennen, aber erst, wenn deren Menge noch bedeutend zugenommen hat, erscheint uns auch mit blossem Auge die Fläche gefärbt. Die Qualität der Farblosigkeit oder Gefärbtheit hängt also hier von der Quantität kleinster Theilchen ab und von der Entfernung, aus welcher die betreffende Fläche gesehen wird. Aber auch das erste Auftreten eines Farbstoffs oder die Umwandlung des grünen in den gelben oder rothen Farbstoff beruht nur auf kleinen Aenderungen in der Lage oder der Zahl der Sauerstoff-Atome, welche in die betreffende chemische Verbindung eintreten; Schwankungen aber in der chemischen Zusammensetzung der Moleküle z. B. eines einzelligen Wesens müssen fortwährend ebensogut vorkommen, wie Schwankungen in der Zahl der Pigmentkörner einer bestimmten Zelle, oder in der Zahl der Pigmentzellen einer

bestimmten Körpergegend, oder in der Grösse dieses Körpertheils selbst.

Da nun diese Zahlen bei jeder Art individuellen Schwankungen ausgesetzt sind, so kann Naturzüchtung sich dieses schwankenden Materials bemächtigen und es nach einer gewissen Seite hin weiter entwickeln.

Von diesem Gesichtspunkt aus finde ich es weniger staunenswerth und unbegreiflich, wenn wir sehen, dass die Organismen sich in allen ihren Theilen scheinbar jeder beliebigen Existenzbedingung anpassen können, dass sie uns wie eine plastische Masse erscheinen, die im Laufe der Zeiten in fast jede beliebige Form geknetet werden kann.

Fragen wir nun aber, wo die Ursache dieser Variabilität liegt, so kann es nicht zweifelhaft sein, dass sie schon in den Keimzellen gegeben ist. Von dem Momente, in welchem die Vorbereitungen zur ersten Furchung der Eizelle beginnen, ist bereits darüber entschieden, was für ein Organismus aus ihr werden wird, ob ein grosser oder ein kleiner, ob ein dem Vater oder der Mutter mehr ähnlicher, ja bis in sehr geringfügige Einzelheiten hinein ist darüber entschieden, welche Theile dem Einen, welche der Andern nachfolgen werden. Zweifellos bleibt nichtsdestoweniger noch ein gewisser Spielraum für den Einfluss der äussern Lebensbedingungen, welche den heranwachsenden Organismus treffen, aber derselbe ist beschränkt und bewegt sich in kleinen Amplituden um einen mittleren festen Punkt, der eben durch die Vererbung gegeben ist. Reichliche Ernährung kann den Körper stark und voll machen, aber sie macht nie-

mals einen Riesen aus einem Keim, der zum Zwerg bestimmt war; ungesunde hockende und darbende Lebensweise kann den Fabrik-Menschen blass und kümmerlich machen, flottes Leben, Körperübung und die frische Seeluft den Seemann kraftvoll und von blühender Gesichtsfarbe, aber die Aehnlichkeit mit dem Vater oder der Mutter oder mit Beiden, wie sie einmal im Keim angelegt war, wird sich niemals verwischen, mag die Lebensweise sein, welche sie will.

Wenn nun in der Keimzelle die wesentliche Bestimmung über den später daraus erwachsenden Organismus liegt, so werden wir auch die individuellen Verschiedenheiten qnantitativer Natur, von denen ich soeben sprach, der Hauptsache nach als schon im Keim angelegt und begründet ansehen dürfen, ganz abgesehen davon, wie wir uns das im Näheren vorstellen wollen. Dann operirt also die Naturzüchtung nur scheinbar mit den Qualitäten des fertigen Organismus in Wahrheit aber mit den in der Keimzelle verborgenen Anlagen dieser Eigenschaften. Wie die Ausführung einer Keimesanlage, also irgend ein Charakter des fertigen Organismus in einer gewissen Amplitude um einen mittleren Punkt herum pendelt, so auch die Keimesanlage selbst, und darauf beruht die Möglichkeit einer Steigerung der betreffenden Keimesanlage und somit auch des mittleren Ausführungsgrades derselben.

Wenn man nun, wie ich es zu thun versucht habe, alle dauernden von Generation zu Generation übertragbaren Abänderungen auf quantitative Variationen

des Keimes zurückführt, so erhebt sich die Frage, woher denn diese Keimesvariationen selbst stammen. Ich will nun darauf nicht speciell eingehen, zumal ich mich früher schon einmal über diesen Punkt ausgesprochen habe*), ich glaube, dass sie in letzter Instanz auf die verschiedenartigen äussern Einflüsse zurückzuführen sind, welche den Keim vor dem Beginn der Embryonalentwicklung treffen können, und damit ist, wie mir scheint, auch dem fertigen Organismus der ihm gebührende Einfluss auf die phyletische Entwicklung seiner Descendentenreihen eingeräumt, denn die Keimzellen sind in ihm gelegen und die äussern Einflüsse, von welchen sie betroffen werden können, sind wesentlich durch Zustände des Organismus bedingt, welcher sie birgt. Ist er gut ernährt, so werden es auch die Keimzellen sein, und umgekehrt ist er schwach oder krankhaft, so werden auch die Keimzellen nur kümmerlich heranwachsen können, und es ist — wie oben schon dargelegt wurde — auch denkbar, dass diese Einflüsse noch specialisirter, d. h. nur auf einzelne Theile der Keimzellen einwirken. Dies ist aber ganz etwas Anderes, als wenn man sich glaublich machen soll, der Organismus vermöge Veränderungen, welche durch äussere Anstösse an ihm geschehen, derart auf die Keimzellen zu übertragen, dass sie in dem kommenden Geschlecht wiederum zu derselben Zeit und an derselben Stelle des Organismus sich entwickeln, wie es bei

*) Vergl. „Studien zur Descendenztheorie, IV, über die mechanische Auffassung der Natur" p. 303 u. f.

dem älterlichen Organismus geschah. Für die Vererbung sämmtlicher ererbter Eigenschaften des Organismus haben wir eine einleuchtende Vermittlung durch die Continuität des Protoplasma's der Keimzellen; wenn vom Beginn des Lebens an das Keimzellen-Protoplasma in steter Continuität geblieben ist, wie wir annahmen, wenn stets Keimprotoplasma und Körperprotoplasma gesonderte Conti geführt haben und Veränderungen des zweiten Conto, desjenigen des Körperprotoplasma immer nur dann erfolgten, wenn ihnen ein entsprechender Posten auf dem Conto des Keimprotoplasma's vorhergegangen war, so können wir die Thatsache der Vererbung bis zu einem gewissen Punkt, nämlich im Princip, begreifen, wir können wenigstens ihre Begreiflichkeit als erwiesen betrachten, denn jetzt führen wir wirklich die Vererbung auf Wachsthum zurück, wir betrachten jetzt mit gutem Grund die Fortpflanzung als ein Wachsthum über das Mass des Individuums hinaus und unterscheiden die Succession der Arten von der Succession der Individuen nur dadurch, dass bei Letzteren das Keimprotoplasma sich gleich bleibt, während es sich bei der Umwandlung der Arten ändert und so auch den Individuen, welche im einzelnen Fall aus ihm hervorwachsen, immer neue und complicirtere Gestalten verleiht, vom einfachen, einzelligen Wurzelfüsser bis zum höchsten aller Organismen, dem Menschen hinauf.

Ich habe die Frage, um die es sich hier handelte, nicht allseitig beleuchten können, es bleiben noch wesentliche Punkte übrig, die ich bei Seite lassen musste; noch viel weniger war ich im Stande, die Einzelfragen,

welche sich bei diesem Thema auf Schritt und Tritt aufdrängen, etwa alle schon jetzt mit Sicherheit zu beantworten, es schien mir aber von Werth, die schwerwiegende und tiefgreifende Hauptfrage selbst einmal zu stellen und scharf und bestimmt zu formuliren, denn nur so kann sie auch eine feste und bestimmte Lösung finden. Man muss sich darüber klar sein, dass ein Verständniss der Vererbungserscheinungen nur auf der angedeuteten Grundlage der Continuität des Keimprotoplasma's überhaupt möglich ist, und nicht nur das auf diesem Felde leicht etwas zweifelhafte Experiment, sondern vorwiegend die richtige Zusammenfassung und Ordnung der feststehenden Thatsachen wird darüber zu entscheiden im Stande sein, ob und in wie weit diese Continuität des Keimprotoplasma's vereinbar ist mit der Annahme einer Uebertragung erworbener Eigenschaften des Körpers auf den Keim. Eine solche Uebertragung ist bis jetzt weder thatsächlich erwiesen, noch ist auch nur ihre Annahme als eine nothwendige unwiderleglich dargethan.

Frommann'sche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Studien zur Blättertheorie

von

Dr. O. Hertwig, und **Dr. R. Hertwig,**
Professor an der Universität Jena. Professor an der Universität Bonn.

Heft I.

Die Actinien

anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems untersucht.

Mit 10 Tafeln.

Preis: 12 Mark.

Heft II.

Die Chaetognathen,

ihre Anatomie, Systematik und Entwicklungsgeschichte.
Eine Monographie
von **Dr. O. Hertwig,**
Professor an der Universität Jena.

Mit 6 Tafeln.

Preis: 6 Mark.

Heft III.

Ueber den Bau der Ctenophoren

von **Dr. R. Hertwig,**
Professor an der Universität Bonn.

Mit 7 Tafeln.

Preis: 6 Mark.

Heft IV.

Die Coelomtheorie.

Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes
von **Dr. O. Hertwig** und **Dr. R. Hertwig.**

Mit 3 Tafeln.

Preis: 4 Mark 50 Pf.

Heft V.

Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere

von

Dr. Oskar Hertwig,
o. Professor der Anatomie an der Universität Jena.

Mit 9 Tafeln.

Preis: 8 Mark.

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena**.

Handbuch

der

Vergleichenden Anatomie.

Leitfaden bei zoologischen und zootomischen Vorlesungen.

von

Eduard Oskar Schmidt,

[illegible] Professor der Zoologie und vergl. Anatomie an der Universität [illegible]

Achte umgearbeitete und mit Holzschnitten versehene Auflage.

Preis: 7 Mark 50 Pf.

Ueber Zellbildung und Zelltheilung

von

Dr. Eduard Strasburger,

Professor an der Universität Bonn.

Dritte gänzlich umgearbeitete Auflage. Mit 14 Tafeln und einem Holzschnitt.

Preis: 15 Mark

Das vorliegende Buch wendet sich nicht allein an den Botaniker, [illegible] **an alle diejenigen, in deren Forschungsgebiet die Histologie fällt.** [illegible] Abschnitt des Werkes, sowie eine Tafel desselben sind ausschliesslich [illegible] Zellen gewidmet.

Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute

Von

Dr. Eduard Strasburger,

Professor an der Universität Bonn.

Mit 8 Tafeln. Preis: 10 Mark.

Lehrbuch

der

vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere

auf Grundlage der Entwicklungsgeschichte

bearbeitet von

Professor Dr. Robert Wiedersheim,

[illegible] des anatomischen und vergl. anatomischen Instituts der Universität [illegible]

Mit 607 Figuren in Holzschnitt

1882/83. Preis: **24 Mark.**

Frommann'sche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

A. E. Shipley
Christ's College.

Ueber

Leben und Tod.

Eine biologische Untersuchung

von

Dr. August Weismann
Professor in Freiburg i. Br.

Mit [illegible] Holzschnitten.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1884.

Ueber

Leben und Tod.

Eine biologische Untersuchung

von

Dr. August Weismann,
Professor in Freiburg i. Br.

Mit zwei Holzschnitten.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1884.

Vorwort.

Vorliegende Untersuchung ist zuerst als akademisches Programm im Sommer dieses Jahres gedruckt worden, und zwar unter dem Titel „über die Ewigkeit des Lebens". Indem ich sie jetzt in erweiterter und vielfach verbesserter Form einem weiteren Kreise vorlege, habe ich zugleich einen Titel gewählt, der mir dem jetzigen Inhalt der Schrift besser zu entsprechen schien.

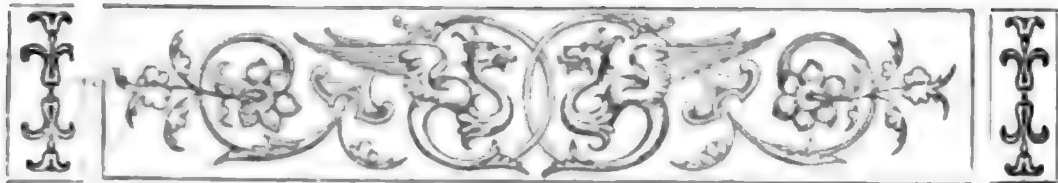
Der äussere Anstoss zu dieser „biologischen Untersuchung" wurde durch eine Brochüre von Götte gegeben, in welcher Derselbe Ansichten entgegentritt, welche ich früher geäussert hatte. Wenn nun auch diese Entstehung der Schrift die Form einer Entgegnung aufgeprägt hat, so ist doch ihre Absicht nicht etwa blos, die gegnerischen Anschauungen zu widerlegen, sondern vielmehr an der Hand jener Einwürfe die Fragen selbst, um die es sich hier handelt, neu zu beleuchten, die früher schon ausgesprochenen Ge-

danken besser zu begründen, und womöglich tiefer in das Problem von Leben und Tod einzudringen.

Wenn dabei die Ansichten des Gegners einer scharfen Kritik unterzogen werden, so wird man doch anerkennen, dass dieselbe niemals als Zweck, sondern stets nur als Mittel auftritt, welches den Weg zu richtigerer Erkenntniss anbahnen soll.

Freiburg i. Breisgau,
18. Oktober 1883.

Der Verfasser.



In einem auf der 54. Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte zu Salzburg gehaltenen Vortrag „über die Dauer des Lebens"*) suchte ich darzulegen, dass die Begrenztheit des einzelnen Individuums durch den Tod nicht — wie bis dahin angenommen worden war — ein unvermeidliche und im Wesen des Lebens selbst begründete Erscheinung sei, sondern vielmehr nur eine Zweckmässigkeits-Einrichtung, welche erst dann getroffen wurde, als die Organismen eine gewisse Komplication ihres Baues erreichten, mit welcher sich ihre Unsterblichkeit nicht mehr vertrug. Ich wies darauf hin, dass man bei einzelligen Thieren von einem natürlichen Tod nicht reden könne, denn es liege in ihrer Entwickelung kein Abschluss, der dem

[1]) Anmerkung. Die betreffende Rede ist zuerst in den Verhandlungen der Salzburger Naturforscher-Versammlung abgedruckt, dann aber unter demselben Titel, vermehrt durch einen Anhang im Verlag von Gustav Fischer, Jena 1882 erschienen. Ich werde in Folgendem nur nach der letzteren Ausgabe, als der vollständigeren und verbreiteteren citiren.

Tode vergleichbar sei und besonders sei die Entstehung neuer Individuen nicht mit dem Absterben der alten verbunden, vielmehr geschehe die Vermehrung durch Theilung, und zwar so, dass die beiden Theilstücke einander gleich seien, keines das ältere, keines das jüngere. So komme eine unendliche Reihe von Individuen zu stande, deren jedes so alt ist, als die Art selbst, deren jedes die Fähigkeit in sich trägt, ins Unbegrenzte und unter steten neuen Theilungen weiter zu leben.

Dass den höheren Organismen, den Metazoën, diese Fähigkeit ewiger Dauer abhanden gekommen ist, schien mir auf ihrer Vielzelligkeit und auf der damit verbundenen Arbeitstheilung zwischen den Zellen ihres Körpers zu beruhen. Auch bei ihnen geschieht die Fortpflanzung durch Zelltheilung, aber nicht jede Zelle besitzt das Vermögen den ganzen Organismus wieder von Neuem hervorzubringen; die Zellen des Gesammt-Organismus haben sich vielmehr in zwei wesentlich verschiedene Gruppen gesondert: in die propagatorischen oder Fortpflanzungszellen (Ei- und Samenzelle) und in die Zellen des Körpers im engeren Sinn (Soma), die somatischen Zellen. Nur auf die ersteren ist die Unsterblichkeit der einzelligen Organismen übergegangen, die Letzteren müssen sterben und da sie den eigentlichen Leib des Individuums ausmachen, so stirbt eben auch dieses.

Ich habe nun versucht, diese Thatsache als Anpassung an die allgemeinen Bedingungen des Lebens zu begreifen; mir schien „das Leben nicht desshalb auf ein bestimmtes Maass der Dauer gesetzt, weil es seiner

Natur nach nicht unbegrenzt sein könnte, sondern weil eine unbegrenzte Dauer des Individuums ein ganz unzweckmässiger Luxus wäre". Bei den einzelligen Organismen war der natürliche Tod nicht möglich, weil Fortpflanzungszelle und Individuum noch ein und dasselbe waren, bei den vielzelligen Thieren wurde er möglich, und „wir sehen dass er auch eingerichtet wurde".

Der natürliche Tod erschien mir als eine Anpassungserscheinung nach dem Princip der Nützlichkeit.

Diesen Ansichten, auf deren genauere Auseinanderlegung und Begründung ich noch zurückkommen werde, ist kürzlich Götte entgegengetreten[1]).

Nach Götte beruht der Tod nicht auf Zweckmässigkeit, sondern er ist eine im Wesen des Lebens von vornherein gelegene Nothwendigkeit, er findet sich desshalb auch nicht blos bei den vielzelligen Thieren, den Metazoën, sondern auch bei den einzelligen, und zwar ist es der Process der Encystirung, in welchem bei diesen der Tod des Individuums erkannt werden muss. Dieser ist ein „Verjüngungsprocess", der nach kürzeren oder längeren Perioden die Vermehrung durch Theilung unterbricht, und der in einer Auflösung der specifischen Structur des Individuums, in einer Rückbildung desselben zu einer dem Eidotter vergleichbaren organischen, aber nicht lebendigen Masse besteht, um sodann wieder vermöge der in ihm enthaltenen Spannkräfte und der der bestimmten Zusammensetzung der Masse innewohnenden

---

[1]) „Ueber den Ursprung des Todes", Hamburg und Leipzig, 1883.

Bildungsgesetze zu einem neuen Individuum derselben Art zu werden. Dieser „Verjüngungsprocess" einzelliger Wesen entspricht der Keimbildung der höheren Organismen, und das in ihm enthaltene Todes-Moment wurde durch Vererbung auf die Metazoën übertragen. Der Tod der Metazoën ist also nichts Neues, sondern eine uralte Einrichtung, welche „bis auf die erste Entstehung der organischen Wesen zurückgeht" (p. 81).

Man sieht schon aus diesem kurzen Résumé, dass die Götte'sche Ansicht der meinigen durchaus entgegengesetzt ist. Da nun nur eine von ihnen die wenigstens in den Grundzügen richtige sein kann, so lohnt es sich wohl, sie gegeneinander abzuwägen. Können wir auch nicht hoffen, über die letzten physiologischen Vorgänge, welche die Träger von Tod und Leben sind, zur Zeit ins Klare zu kommen, so scheint es mir doch recht wohl möglich, über die allgemeineren Ursachen dieser Erscheinungen auch jetzt schon zu einer bestimmten Entscheidung zu gelangen, jedenfalls sind die vorliegenden Thatsachen noch nicht so vollständig durchgedacht, dass es nicht von Nutzen sein könnte, sie noch einmal einer Prüfung zu unterziehen.

„Was haben wir unter Tod zu verstehen" ist in der That die erste Frage, welche zu entscheiden ist, ehe man über den „Ursprung des Todes" reden kann. Götte sagt, „dass wir nicht im Stande sind, diesen allgemeinen Ausdruck ganz bestimmt und bis ins einzelne zu erläutern, weil sich der Moment des Todes, oder vielleicht richtiger gesagt, der Moment, wann der Tod vollendet ist, in keinem Fall ganz genau

angeben lässt. Wir können nur sagen, dass in dem uns bekannten Tode der höheren Thiere zuerst alle Erscheinungen, welche das Leben des betreffenden Individuums zum Ausdruck brachten, aufhören, und dass in weiterer Folge auch alle den todten Organismus zusammensetzenden Zellen und Gewebselemente absterben, der Auflösung in ihre organischen Bestandtheile anheimfallen."

Diese Definition könnte nun auch, wie mir scheint, genügen, wenn sie nicht das zu Definirende bereits in sich einschlösse; sie nimmt aber vorweg, dass unter dem „todten Organismus" ein solcher zu verstehen sei, dessen Gesammt-Lebensleistungen zwar erloschen sind, dessen einzelne Zellen und sonstigen Theile aber noch lebendig sein können. Diese Ansicht wird denn auch später noch genauer begründet, und es ist ja auch in der That keinem Zweifel unterworfen, dass das Aufhören der Lebensthätigkeit des ganzen Metazoën-Organismus selten sofort auch mit dem Einstellen der Lebensfunctionen aller seiner Constituanten verbunden ist. Es fragt sich nur, ob es richtig oder nützlich ist, den Begriff des Todes auf das Aufhören der Gesammtleistungen des Organismus einzuschränken. Gewiss haben wir den Begriff des Todes nur von den höheren Organismen entnommen, und insofern könnte demselben eine Einseitigkeit anhaften, die erst durch genauere wissenschaftliche Vergleichung der etwa entsprechenden Erscheinung bei einzelligen Organismen beseitigt und zu einer umfassenderen Definition erweitert werden müsste. Ohne Zweifel hat die Wissenschaft das Recht,

populäre Namen und Begriffe sich anzueignen, und auf Grund tieferer Einsicht zu erweitern oder auch enger einzugrenzen. Allein es sollte dies immer mit Beibehaltung des Grundbegriffes geschehen, nicht aber so, dass schliesslich ganz etwas Neues und Fremdes daraus wird. Der Begriff des Todes, wie er sich von der Beobachtung der höheren Thiere her in allen Sprachen in voller Uebereinstimmung gebildet hat, bezeichnet aber nicht blos das Aufhören der Lebensäusserungen des Gesammtorganismus, sondern zugleich auch das Aufhören des Lebens in seinen einzelnen Theilen, wie es sich durch die Unmöglichkeit einer Wiederbelebung kund gibt. Der „postmortale Zellentod" gehört mit zum Tod, und hat dazu gehört, lange ehe man sich in der Wissenschaft bewusst wurde, dass der Organismus aus einer Menge kleinster Lebensheerde zusammengesetzt ist, deren Lebensäusserungen theilweise um einige Zeit die des Gesammtorganismus überdauern können. Grade die Unfähigkeit, die Gesammterscheinung des Lebens wieder von Neuem zu beginnen, ist der Punkt, welcher den wirklichen Tod vom blossen Stillstand des Lebens, dem „Scheintod" unterscheidet, und diese Unfähigkeit hängt eben davon ab, dass der Tod der Zellen und Gewebe dem Aufhören der Gesammterscheinungen des Lebens nachfolgt. Ich würde desshalb den Tod als denjenigen Stillstand des Lebens bezeichnen, dem eine Wiederaufnahme des Lebens, sei es im Ganzen, sei es in einzelnen Theilen auf die Dauer nicht nachfolgen kann, oder auch kurz als: definitiven Stillstand des Lebens, und ich

würde glauben, damit genau das Wesentliche des Begriffes getroffen zu haben, den die Sprache bisher mit dem Worte „Tod“ verband. Es ist dabei zunächst ganz gleichgültig, welche Vorgänge diesen Zustand herbeiführen, ob er in allen Theilen gleichzeitig oder successive, ob er langsamer oder schneller eintritt. Es ist auch für den Begriff selbst ganz gleichgültig, ob wir im einzelnen Falle im Stande sind, zu sagen, ob er schon eingetreten ist oder nicht, der Zustand selbst, den wir mit Tod bezeichnen, ist darum nicht weniger scharf und bestimmt begrenzt. Mag die Raupe von Euprepia flavia, welche im Eise eingefroren ist, auch zuerst für todt gehalten werden; wenn sie nach dem Aufthauen wieder weiter lebt und einen Schmetterling liefert, wird man sagen: sie war nur scheintodt, das Leben stand nur einige Zeit still, es war aber nicht ein für allemal aufgehoben. Den unwiderbringlichen Verlust des Lebens eines Organismus, diesen allein nennen wir Tod, und daran sollten wir meines Erachtens festhalten, damit uns nicht der Begriff unter den Händen entschlüpft und werthlos wird, weil wir nicht mehr wissen, was wir damit meinen.

In diese Gefahr aber geräth man, wenn man den „postmortalen Zellentod“ als eine Erscheinung ansieht, die den Tod zwar begleiten, die aber auch fehlen kann. Man könnte sich ja allerdings einen künstlichen Versuch ausdenken, in welchem ein Theil eines bereits getödteten Thieres, etwa der Kamm eines Hahns, vor dem Eintritt des Zellentodes auf ein anderes lebendes Thier trans-

plantirt dort weiterlebte und so den Beweis führte, dass ein Weiterleben einzelner Theile doch möglich sei, auch bei Eintritt des wirklichen auch von mir anerkannten Todes, allein man wird dem auch entgegenhalten dürfen, dass der betreffende Kamm dann einen Theil eines anderen Organismus bildet und dass es kaum der Mühe lohne, in die Definition des Todes noch eine Klausel zu bringen, die diesen Fall mit einschlösse. Denselben Einwurf könnte man ja auch machen, wenn die Transplantation schon am Tage vor dem Tode des Hahnes, oder auch ein Jahr früher gemacht worden wäre.

Götte irrt entschieden, wenn er glaubt, dass die Bildung des Todbegriffes von dem „Stillstand des individuellen Gesammtlebens" ausging, ohne zugleich auch den des definitiven Stillstandes, den Ausschluss der Möglichkeit einer Wiederaufnahme des Lebens in sich zu fassen. Die „Verwesung" gehört allerdings nicht ganz nothwendig dazu, insofern ja auch ein Austrocknen[1]) oder ein dauerndes Einfrieren im sibirischen Eis (Mammuth), oder das Verdautwerden im Magen eines Raubthiers mit in den Bereich der Möglichkeit gehört, aber der Begriff der Leiche ist allerdings mit dem des Todes unzertrennlich verbunden, und ich muss es auch heute noch für ganz berechtigt halten, wenn ich den Unterschied zwischen der Theilung eines Infusorium's in zwei Tochterthiere und dem Tode

[1]) Die Leichen der Mönche auf dem grossen St. Bernhard, oder die getrockneten Leichen in dem bekannten Palermitaner Capuziner-Kloster.

eines Metazoon mit Hinterlassung von Jungen dadurch zum Bewusstsein zu bringen suchte, dass ich das Fehlen einer Leiche beim Theilungsprocess des Infusoriums besonders betonte.[1]) Dass dieselbe organisirte Masse, welche vorher die Erscheinungen des Lebens hervorbrachte, sie jetzt nicht mehr hervorbringt und niemals mehr hervorbringen wird, das macht den Tod aus, nur dies hat man bisher unter Tod verstanden und nur von dieser Begriffsfassung können wir ausgehen, wenn wir nicht allen festen Boden unter den Füssen verlieren wollen.

Ob nun dieser von den höheren Thieren entnommene Begriff sich unverändert auf die niederen übertragen lässt, oder ob dort Erscheinungen vorkommen, die dem Tod der höheren Thiere offenbar homolog, dennoch aber nach irgend einer Richtung von ihm verschieden sind und somit eine genauere Eingrenzung des Begriffes erfordern, das wäre jetzt zu untersuchen.

Götte findet in dem bei vielen einzelligen Wesen (Monoplastiden) nachgewiesenen Encystirungsprocess das Analogon des Todes. Das betreffende Individuum gehe hierbei nicht nur eine Art Winterschlaf, eine Periode latenten Lebens ein, sondern es verliere, wenn es sich mit der Cyste umgebe, seine bisherige specifische Organisation, werde eine „homogene Masse“ und stelle nun einen „Keim“ dar, aus dem erst wieder durch einen Entwicklungsprocess ein neues Individuum derselben Art hervorgehen könne. Die Theilung des

---

[1]) Siehe weiter unten.

Cysten-Inhaltes, also die damit verbundene Vermehrung sei sekundärer Natur, das Wesentliche aber an dem Vorgang sei die „Verjüngung“ des Individuums. Diese selbst aber bestehe nicht etwa blos in einer Umgestaltung des alten Individuums, sondern in dem Absterben des alten und der Neubildung eines anderen Individuums: „Das Mutterthier und seine Nachkommen sind zwei auf einander folgende Lebenszustände derselben Substanz, getrennt und zugleich verbunden durch den dazwischenliegenden Verjüngungszustand“ (p. 79); eine „absolute Continuität des Lebens“ besteht nicht, nur die todte organische Substanz vermittelt den Zusammenhang und die „Identität derselben sichert die Vererbung“.

In der Encystirung eine Aufhebung des Lebens zu sehen ist gewiss kein naheliegender Gedanke, und es fragt sich, was man dafür anführen kann. Nichts Anderes, als die Rückbildung der specifischen Organisation bis zu einem gewissen Punkt und das Aufhören der sichtbaren äussern Lebenserscheinungen, der Nahrungsaufnahme und Bewegung. Hält es aber Götte wirklich für eine „unzutreffende“ Deutung, wenn man annimmt, dass trotzdem eine vita minima in der vereinfachten Protoplasma-Masse andauere? und bedarf es durchaus hier der mystischen Deutung eines in sich unklaren „Verjüngungsvorgangs“? Sollte wirklich der Sauerstoff der im Wasser enthaltenen Luft nun nicht mehr auf dieselbe organische Substanz einwirken, deren Leben er vorher bedingte und deren Verwesung er jetzt einleiten würde, wäre sie wirklich todt?

Auch ich bin der Meinung, dass die Theilungen des Cysteninhaltes etwas Secundäres sind, die Einkapselung selbst aber ohne nachfolgende Vermehrung das Ursprüngliche und Wesentliche des Vorgangs. Daraus folgt aber gewiss nicht, dass die Encystirung als nei „Verjüngungsprocess" aufgefasst werden müsste. Was kann denn hier überhaupt „verjüngt" werden? Die Substanz des Thieres nicht, denn zu dieser kommt Nichts hinzu, und folglich kann auch neue Kraft nicht hinzukommen, ja nicht einmal die Kraftform kann verändert werden, weil eben die Form der Materie nach dem Verlassen der Cyste wieder genau dieselbe ist, die sie vorher war. Ganz etwas Anderes ist es mit der Conjugation, bei welcher man auch von einem Verjüngungsprocess gesprochen hat. Hier kann davon in gewissem Sinne sehr wohl die Rede sein, denn hier findet eine Vermischung der Substanz zweier Individuen in grösserem oder geringerem Betrage statt, die Materie, aus der das einzelne Individuum besteht, wird also thatsächlich verändert. Bei der blossen Encystirung dagegen liesse sich eine „Verjüngung" nur etwa im Sinne der Fabel vom Vogel Phönix denken, der sich verbrennt, wenn er alt geworden, um dann aus der Asche wieder neu zu erstehen. Ob diese Idee sich aber auf irgend eine Weise mit der heutigen Physiologie, oder dem Gesetz von der Erhaltung der Kraft in Einklang bringen liesse, möchte ich bezweifeln. Ein altes Haus, dessen Balken morsch, dessen Mauern bröcklig geworden sind, kann man wohl einreissen, aber es aus demselben Material wieder besser aufzubauen,

dürfte schwerlich gelingen, selbst wenn man neuen Mörtel, — hier Wasser und Sauerstoff hinzunimmt. Mir erscheint desshalb der „Verjüngungsprocess" des encystirten Individuums nicht als eine physiologische Vorstellung.

Viel einfacher und natürlicher — allerdings aber auch viel „näher liegend" — würde es mir vorkommen, wenn man in der Encystirung eine Schutzeinrichtung sehen wollte, deren ursprünglichste Bestimmung einfach die war, einen Theil der Individuen einer Kolonie vor dem Untergang durch Eintrocknen oder Erfrieren zu schützen, oder in andern Fällen auch die Fortpflanzung durch Theilung, während derer das Individuum unbehülflicher und feindlichen Angriffen leichter preisgegeben ist, zu schützen oder noch in anderer Weise einen Vortheil zu sichern[1]). Grade der von Götte angeführte Fall des Actinosphærium zeigt ja recht deutlich, dass es sich dabei jedenfalls nicht nur um eine „Verjüngung" des Individuums handeln kann, da diese doch wohl kaum sechs Monate Zeit beanspruchen würde; diese lange Dauer latenten Lebens vom Sommer

---

[1]) Herr Prof. Gruber theilt mir mit, dass er im Hafen von Genua ein neues Infusorium beobachtet habe, welches die Gewohnheit zeigte, sich an einer rasch schwimmenden Copepoden-Art zu encystiren; oft fand er bis zu 10 Cysten an einem dieser Copepoden und beobachtete das Ausschlüpfen ihrer Insassen, wenn das Wasser unter dem Deckgläschen anfing schlecht zu werden. Hier mag also der Vortheil der Encystirung in dem Transport der Cysten durch den Ruderfüssler liegen. Die betreffende Beobachtung wird später genauer veröffentlicht werden.

bis in das nächste Frühjahr weist wohl recht nachdrücklich darauf hin, dass es sich zunächst darum handelte, das Leben der Art über die Wechselfälle einer ungünstigeren Jahreszeit hin zu erhalten*).

Wenn dabei die specifische Organisation bis zu einem gewissen Grade rückgebildet wird, so beruht das theilweise gewiss lediglich auf dem Bestreben nach Raumersparniss — die Pseudopodien werden ein-

[1]) Anmerkung. Mit der hier vertretenen Auffassung des Encystirungs-Processes stimmen die Ansichten hervorragender Protozoen-Forscher im Wesentlichen überein. So sagt Bütschli (Bronn's „Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Protozoa, p. 148): Der Encystirungsprocess „scheint ursprünglich nicht in direktem Zusammenhang mit der Vermehrung gestanden zu haben. Er scheint im Gegentheil ursprünglich, wie dies auch jetzt thatsächlich noch häufig der Fall ist, entweder zum Schutz des Organismus gegen äussere schädliche Einflüsse, wie Austrocknung oder faulige Verderbniss des Wassers entstanden zu sein, andrerseits jedoch auch, um nach reichlicher Nahrungsaufnahme gewissermassen in ungestörter Ruhe die aufgenommene Nahrung assimiliren zu können.“ Balbiani (Journ. de Micrographie, Tom. V. 1881, p. 293) sagt in Bezug auf die Infusorien: „un petit nombre d'espèces, au lieu de se multiplier à l'état de vie active, se reproduisent dans une sorte d'état de repos, dit état d'enkystement. Ces sortes de kystes peuvent être désignés sous le nom de kystes de reproduction, par opposition avec d'autres kystes, dans lesquels les Infusoires se renferment pour se soustraire à des conditions devenues défavorables du milieu qu'ils habitent, le manque d'air, le dessèchement etc. — ceux-ci sont des kystes de conservation . . . . .“.

gezogen die Alveolen schrumpfen und schwinden völlig — theilweise vielleicht auch auf der Ausscheidung der Cyste selbst, die doch immerhin einen gewissen Substanzverlust setzt*) — theilweise, und wohl zum grössten Theil aber darauf, dass die Encystirung von einer Vermehrung durch Theilung begleitet wird, deren Einleitung mit einer Vereinfachung der Organisation, nämlich mit einer Verschmelzung der in der Vielzahl vorhandenen Kerne nothwendig verbunden zu sein scheint. Nachgewiesenermassen kommen bei vielen einzelligen Thieren mehrere bis viele Kerne vor, oder wie man auch sagen kann: die Kernsubstanz vertheilt sich in Gestalt kleinerer Stücke durch den ganzen

[1]) Anmerkung. Dieses ist auch insofern von Bedeutung, als es das einzelne Individuum zur Encystirung zwingen kann, auch wenn die augenblicklich herrschenden äussern Lebensbedingungen dazu keine Veranlassung geben. Die Substanz, welche z. B. ein Actinosphaerium zur Ausscheidung seiner dicken Kieselcyste verwendet, muss sich allmälig in ihm angesammelt haben, vermöge der bei dieser Art einmal getroffenen Einrichtung. Man wird aber kaum irren, wenn man annimmt, dass die im Organismus aufgespeicherte Kieselsäure nicht bis zu jedem beliebigen Quantum anwachsen kann ohne Schädigung der sonstigen Lebensvorgänge, dass vielmehr die Ausscheidung einer Cyste erfolgen muss, sobald diese Anhäufung einen bestimmten Grad erreicht hat. So erklärt es sich, wenn Encystirung nicht selten auch dann erfolgt, wenn ein äusserlicher Zwang dazu nicht vorliegt, gerade wie gewisse pfützenbewohnende Krebschen (z. B. Moina) in einer bestimmten Generation Dauereier hervorbringen, auch wenn man sie im Zimmer züchtet und vor Kälte, wie vor Austrocknung schützt.

Zellkörper hindurch. Sobald aber das Thier sich zur Theilung anschickt, verschmelzen diese Kernstücke zu einem einheitlichen Kern, und dieser theilt sich dann bei der Theilung des Thiers in zwei gleiche Hälften [1]). Es lässt sich auch einsehen, dass nur auf diesem Wege eine gleiche Theilung der gesammten Kernmasse ausführbar war.

Uebrigens gibt es zahlreiche Fälle, welche beweisen, dass das encystirte Thier genau dieselbe Structur und Differenzirung seiner Körpermasse behalten kann, die es vorher hatte, und zwar während der ganzen Dauer des Encystirungsprocesses. Dahin gehört z. B. das von Gruber beschriebene [2]) grosse Infusorium Tillina magna, welches die charakteristische Structur seiner Rindensubstanz sowie die ganze übrige Organisation durch die dünne Cyste hindurch zu jeder Zeit erkennen lässt. Nicht einmal die Bewegung hört auf, vielmehr rotirt das eingekapselte Thier, und später seine zwei oder vier Theilsprösslinge in der engen Cyste lebhaft umher. Hier kann also nicht entfernt davon die Rede sein, dass „jedes Merkmal der vorher bestandenen Organisation verloren gegangen“ sei (Götte p. 62) [3]).

---

[1]) Ueber diese Verhältnisse steht eine eingehende Publikation Prof. Grubers bevor.

[2]) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 33 Taf. 26 Fig. 19—22.

[3]) Anmerkung. Aber auch für Actinosphaerium, auf welches sich Götte hauptsächlich stützt, ist dies nicht erwiesen, vielmehr deuten alle Beobachtungen, die bis jetzt vorliegen, darauf hin, dass das Thier sich einfach auf

Ich muss desshalb entschieden bestreiten, dass ein encystirtes Individuum im Götte'schen Sinne ein „Keim“ ist, d. h. eine noch unorganisirte organische Masse, welche erst durch einen Entwicklungsprocess zu einem ausgebildeten Individuum werden kann, ich sehe in ihm nichts Anderes, als ein mit Schutzhülle versehenes Individuum, dessen Bau in Anpassung an den engen Raum und die etwa bevorstehende Vermehrung durch Theilung mehr oder weniger vereinfacht, dessen actives Leben auf eine vita minima, zuweilen vielleicht auch (beim Einfrieren etc.) auf einen gänzlichen Stillstand reducirt ist.

Dass dieser Zustand in keinem Momente dem entspricht, was ich und mit mir die ganze Menschheit unter Tod verstehe, ergibt sich aus der obigen Definition von selbst, da eben hier ein und dasselbe Wesen zuerst scheinbar todt und dann wieder lebendig ist, da hier ein Ruhe-Zustand vorliegt, aus dem das Leben wieder hervorgeht, möchte es selbst erwiesen sein, dass dasselbe wirklich regelmässig eine Zeit lang suspendirt ist. Von einem solchen Beweis ist aber bis jetzt Nichts erbracht worden, und auch Götte ist wohl lediglich durch theoretische Motive dazu bestimmt worden, einen „Tod“ das eingeschaltet zu erkennen, wo das unbefangene Auge nur eine Ruhepause ds Lebens zu erkennen vermag. Offenbar vergisst er dabei ganz, dass

---

das möglichst kleine Volum zusammenzieht. Vergleiche: F. E. Schulze „Rhizopodenstudien“ I, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 10, p. 328, und Karl Brandt „Ueber Actinosphaerium Eichhornii“, Inaug.-Diss. Halle 1877.

seine Deutung einer Controle unterzogen werden kann, indem ja alle einzelligen Wesen doch auch wirklich sterben können; man kann sie künstlich tödten, durch Kochen etwa, und ihr Körper ist dann wirklich todt und kann nicht wieder erweckt werden. Dieser Zustand des Organismus muss sich materiell d. h. chemisch und physikalisch unterscheiden vom encystirten Zustand, wenn wir auch die Unterschiede noch nicht im Speciellen anzugeben im Stande sind, denn unter gleichen äussern Bedingungen entsteht aus beiden Zuständen Verschiedenes. Das encystirte Thier in frisches Wasser gebracht ergiebt ein lebendes Individuum, das durch Kochen getödtete aber die Zersetzung der todten organischen Masse durch Fäulniss. Es kann aber nicht gestattet sein, zwei so gänzlich vorschiedene Zustände mit demselben Namen zu belegen. Es gibt nur einen Tod, dessen Erscheinung überall die gleiche sein muss, wenn auch seine Ursachen sehr verschieden sein können. Wenn aber der encystirte Zustand nicht identisch ist mit dem wirklichen Tod, wie wir ihn künstlich hervorrufen können, dann gibt es eben bei den einzelligen Organismen einen Tod aus innern Ursachen, einen „natürlichen Tod“ überhaupt nicht.

Damit wäre nun eigentlich die ganze Götte'sche Anschauung widerlegt, welche eben darauf beruht, dass der natürliche Tod schon bei den Monoplastiden vorhanden ist; mit dem Nachweis des Gegentheils wird der weitere Gedankengang hinfällig. Es ist aber trotz-

dem von Interesse, diesem noch weiter zu folgen, da er auf Vieles führt, was der fernern Besprechung durchaus werth ist.

Zunächst die Frage, wie der Tod der Monoplastiden[1]) sich auf die Polyplastiden übertragen hat, wie es nach Götte geschehen sein soll. Sehen wir einstweilen ganz davon ab, dass die Auffassung des Encystirungsprocesses als Tod nicht anerkannt werden kann, so darf doch immerhin darnach gefragt werden, ob der Tod der Polyplastiden etwa an der Stelle der Encystirung auftritt, oder, falls dies nicht so sein sollte, ob sonst ein dem Encystirungsprocess vergleichbarer Vorgang bei den Polyplastiden vorkommt.

Nach Götte ist der Tod stets an die Fortpflanzung geknüpft, er ist eine Folge derselben sowohl bei den Protozoën, als bei den Metazoën, die Fortpflanzung hat nach seiner Ansicht geradezu eine „lethale Wirkung", das sich fortpflanzende Individuum muss sterben. So stirbt die Eintagsfliege, der Schmetterling, nachdem er seine Eier abgesetzt, das Bienenmännchen unmittelbar nach der Begattung, so stirbt die Orthonectide, nachdem sie ihre Keimzellen entleert hat und die Magosphæra löst sich in Keimzellen auf, so dass Nichts mehr von ihr übrig bleibt, als diese einzelnen Bausteine. Von hier ist es dann nur noch ein Schritt zu den einzelligen Organismen, welche sich als Ganzes in den

[1]) Anmerkung. Die Begriffe der Protozoën und Metazoën decken sich bekanntlich nicht genau mit denen der einzelligen und vielzelligen Wesen, für welche Götte den Namen der Mono- und Polyplastiden vorschlägt.

Keim verwandeln müssen und dazu vorher jenen „Verjüngungsprocess“ eingehen, der eben als Tod gedeutet wird.

Diese Ansichten enthalten mehrfache Trugschlüsse, ganz abgesehen von der Richtigkeit oder Unrichtigkeit ihrer einzelnen Stützpunkte. Nach Götte ist der Encystirungsprocess die eigentliche Fortpflanzung der Monoplastiden, zu der nur secundär erst die Vermehrung durch Theilung hinzukommt und welche nicht entbehrt werden kann, sondern aus tief liegenden innern Gründen immer wieder die blosse Vermehrung durch Theilung unterbrechen muss. Nun ist aber andrerseits nach Götte die Theilung des Cysteninhalts ebenfalls erst ein secundärer Vorgang, das Ursprüngliche der Encystirung aber die blosse „Verjüngung“ ohne Vermehrung. So werden wir denn also zu einem Anfangszustand geführt, in welchem die freie Theilung sowohl, als die Theilung des encystirten Individuums noch fehlte, die Fortpflanzung also lediglich in einer stets sich wiederholenden „Verjüngung“ der einmal vorhandenen Individuen ohne Vermehrung bestand. Ein solcher Zustand ist nicht denkbar, weil er mit dem raschesten Untergang der Art verbunden sein müsste, und die ganze Ueberlegung zeigt uns recht deutlich, dass die Theilung der frei lebenden Individuen nothwendigerweise von Anfang an vorhanden gewesen sein muss, dass also auch sie und nicht der mystische „Verjüngungsprocess“ die eigentliche und ursprüngliche Fortpflanzung der Monoplastiden von jeher gewesen ist.

Grade der Umstand aber, dass die Encystirung nicht **immer** mit Theilung des Cysteninhalts verbunden ist, beweist, wie mir scheint, dass die Fortpflanzung nicht das Primäre dabei war, sondern die Sicherung gegen äussere Schädlichkeiten. Es kann sehr wohl sein, dass heute wenige Monoplastiden noch eine unbegrenzte Zahl von Theilungen hintereinander ausführen können, dass vielmehr immer wieder ein Ruhezustand mit Cystenbildung dazwischen tritt, obgleich das ja auch bis jetzt noch keineswegs für alle Arten*) erwiesen ist. Aber es ist durchaus irrig, daraus auf eine innere Nothwendigkeit der Encystirung im Sinne eines „Verjüngungsvorgangs" schliessen zu wollen. Die Annahme liegt vielmehr sehr viel näher, dass — wie oben schon angedeutet wurde — hier Anpassungen an den steten Wechsel der Lebensbedingungen, an das Eintrocknen und Einfrieren, vielleicht auch an den in Folge von Uebervölkerung eintretenden Nahrungsmangel an kleinsten Wohnbezirken vorliegen, ganz so, wie bei gewissen niedern Krebsen, den **Daphnoiden**, die Ephippien, jene Schutzhüllen der Dauereier, auch immer nach einer bestimmten Zahl von Generationen von Neuem gebildet

[1]) **Anmerkung.** In der Klasse der Rhizopoden kennt man bis jetzt die Encystirung nur von **Süsswasser**-Formen, nicht aber bei einer der viel zahlreicheren beschalten **Formen des Meeres** (vergl. **Bütschli**, Protozoa, p. 148); die marinen Rhizopoden sind eben dem Austrocknen und Einfrieren nicht ausgesetzt, und damit fallen gerade die stärksten Motive zur Einrichtung eines Encystirungsprocesses wenigstens für die beschalten Arten weg.

werden, bei den mit Austrocknung bedrohten Pfützenbewohnern schon bald nach der Gründung einer Colonie, bei den Bewohnern der nie austrocknenden Seeen aber nur einmal im Jahre, vor Eintritt des Winters. Hier fällt es Niemand ein, hinter dieser periodisch in gewissen Generationen eintretenden Hüllenbildung der Eier irgend Etwas Anderes zu vermuthen, als eben eine Anpassung an den Wechsel der Lebensbedingungen.

Wenn also auch der „Verjüngungsvorgang" der Monoplastiden mit Recht dem Tode der höheren Thiere gleichgesetzt werden könnte, so dürfte doch daraus nicht abgeleitet werden, dass er aus der Fortpflanzung hervorgehe, denn die Encystirung ist an und für sich noch keine Fortpflanzung, sie wird erst dann zu einer Form der Fortpflanzung, wenn sie sich mit der Theilung des encystirten Thieres verbindet, die freie Theilung ist die ursprüngliche und eigentliche, und auch jetzt noch die hauptsächlichste und fundamentale Form der Fortpflanzung.

So ist denn bei den Monoplastiden die Fortpflanzung nicht mit dem Tode verknüpft, selbst wenn man der Götte'schen Ansicht zustimmen und in der Encystirung einen Tod sehen wollte. Auf die Beziehung des Todes zur Fortpflanzung bei den Metazoën komme ich später zurück, hier fragt es sich zunächst, ob die Encystirung, wenn sie auch kein Tod ist, doch ihr Homologon in der höheren Thierwelt hat, und weiter, ob der Tod dort dieselbe Stelle in der Entwicklung einnimmt, wie hier die Encystirung.

Bei den höheren Metazoën kann über das, was

man Tod nennen muss, kein Zweifel sein; nicht so selbstverständlich aber ist hier das Objekt des natürlichen Todes, bei dessen Definition man mit der populären Vorstellung nicht auskommt. Es ist nöthig hier zu unterscheiden zwischen der sterblichen und der unsterblichen Hälfte des Individuums, dem Körper (Soma) im engeren Sinne und den Keimzellen; nur der erstere ist dem natürlichen Tode unterworfen, die Keimzellen aber sind potentia unsterblich, insofern sie im Stande sind, unter gewissen günstigen Bedingungen sich zu einem neuen Individuum zu entwickeln, oder anders ausgedrückt, sich mit einem neuen Soma zu umgeben [1]).

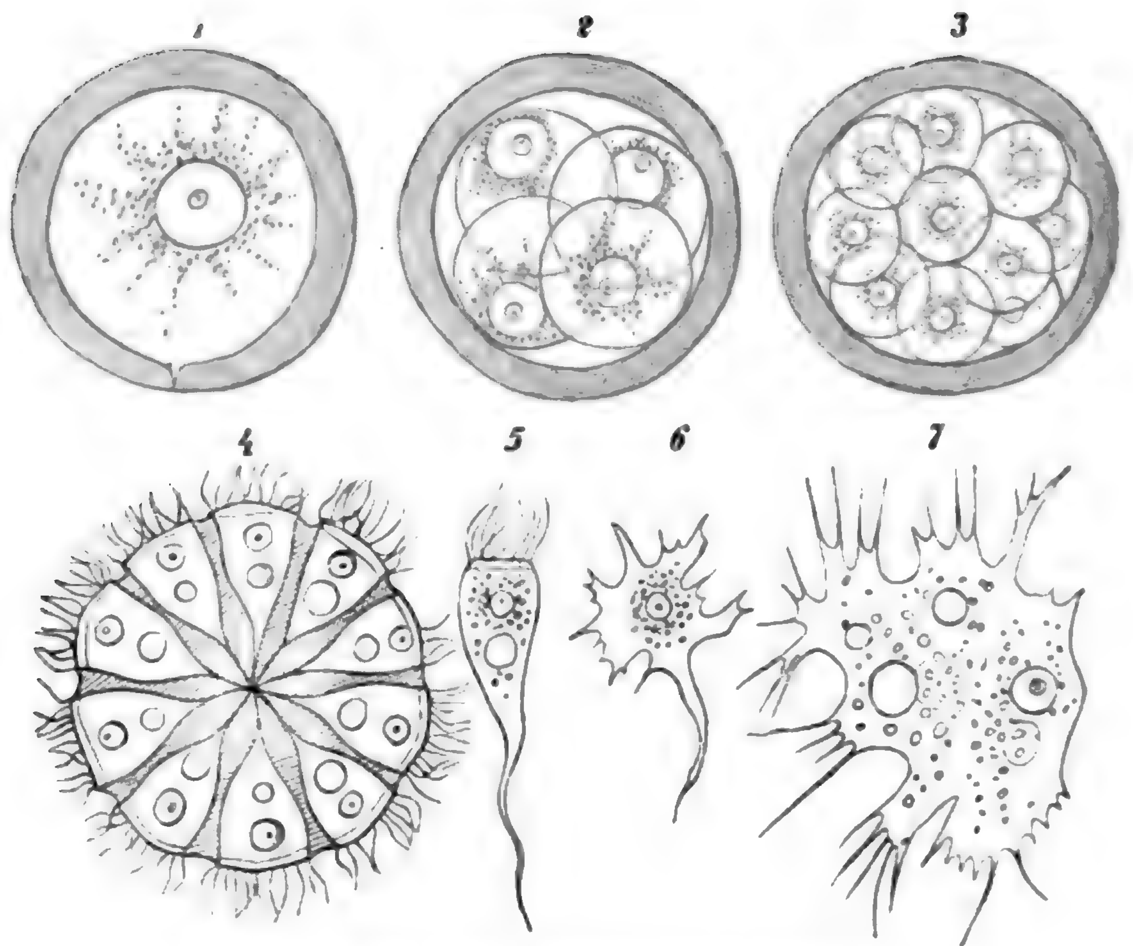
Wie verhält es sich aber beiden niedrigsten Polyplastiden, bei welchen ein Gegensatz zwischen Körper- und Keimzellen noch nicht besteht? bei welchen jede Zelle, welche den vielzelligen Körper, die Zellenkolonie,

[1]) Anmerkung. Man wird hier nicht einwenden wollen, die Keimzellen könnten deshalb nicht als unsterblich gelten, weil sie ja beim natürlichen Tode des Individuums nicht selten in grösserer Zahl mit zu Grunde gehen. Die Bedingungen, unter welchen allein eine Keimzelle von ihrem Anrecht auf Unsterblichkeit Gebrauch machen kann, sind eben ganz bestimmte und meist nicht leicht erfüllbare (Befruchtung u. s. w.). Gerade darauf beruht es, dass die Keimzellen stets in grosser Ueberzahl hervorgebracht werden müssen, wenn die erforderliche Anzahl von Nachkommen einer Art gesichert sein soll. Wenn beim natürlichen Tod des Individuums mitunter auch Keimzellen mitsterben müssen, so spielt hier der natürliche Tod des Soma für die Keimzellen die Rolle einer accidentellen Todesursache.

zusammensetzt, noch alle thierischen Funktionen, also auch die der Fortpflanzung von den Monoplastiden her beibehalten hat?

Nach Götte besteht der natürliche Tod dieser von ihm als „Homoplastiden“ passend bezeichneten Wesen in der „Auflösung des Zellverbandes“. Dies wird an Häckel's Magosphæra planula erläutert, jener einschichtigen Kugel von Geisselzellen, die in eine gemeinsame Gallerte eingebettet im Meere umherschwimmt. Diese ist jedoch noch kein „vollkommenes oder eigentliches Polyplastid zu nennen, da ihre zelligen Elemente sich zu einer gewissen Zeit von einander lösen und dann im Zustand monoplastider Urthiere selbständig weiterleben“. Als freie Amöben wachsen sie bedeutend heran und encystiren sich dann, um endlich innerhalb der Cyste eine fortgesetzte Zweitheilung, eine Art von Furchungsprocess durchzumachen, dessen Resultat die flimmernde Zellenkugel ist, von welcher wir ausgingen. In der That ist die Magosphæra kein vollkommenes Polyplastid, sondern eine Zwischenform zwischen Poly- und Monoplastiden, wie denn auch ihr Entdecker der Thiergruppe, welche durch sie repräsentirt wird, die Bezeichnung der „Vermittler“, „Catallacta“ gegeben hat.

Nach Götte's Anschauung liegt nun bei dieser wirklichen Magosphæra der natürliche Tod noch, wie bei den ächten Einzelligen, in dem Verjüngungsprocess der Encystirung; die Auflösung der Flimmerkugel in ihre einzelnen Zellen „kann mit dem natürlichen Tod nicht identisch sein. Beweist doch diese regelmässige Trennung der Magosphæra-Zellen von ein-



Entwicklung der Magosphaera planula,
frei nach Häckel.

1. Encystirte Amöbenform. 2. und 3. Theilungsstadien derselben. 4. Ausgeschlüpfte Flimmerkugel, deren Zellen durch Gallertmasse verbunden sind. 5. Eine der durch Zerfall der Flimmerkugel frei gewordenen Flimmerzellen. 6. Deren Umwandlung zur Amöbenform. 7. Dieselbe mehr herangewachsen.

ander, dass ihre Individualität noch nicht völlig auf den ganzen Verband übergegangen, dieser noch nicht völlig individualisirt ist". (p. 78.)

Dagegen ist Nichts zu sagen, sobald man sich einmal auf den Standpunkt stellt, in der Encystirung der Monoplastiden einen Tod zu sehen. Nun wird man aber, wie Götte richtig bemerkt, die niedersten Formen der wirklichen Polyplastiden sich einfach aus einer Magosphæra-Kugel dadurch ableiten können, dass „der Zusammenhang der Flimmerkugel bis zur Encystirung, d. h. Fortpflanzung der einzelnen Zellen erhalten bleibt"[1]). Und dann läge nach Götte der Tod „in der allseitigen Trennung der Zellen von einander", welche sich „wahrscheinlich alle ziemlich gleichzeitig in Keime verwandelten". Der logische Fehler liegt auf der Hand. Wenn vorher der Tod in der Encystirung der einzelnen Zellen zu Keimzellen lag, so muss er auch jetzt noch darin liegen, denn es ist Nichts geändert als die Dauer des Zellverbandes; ob sich die Zellen aber etwas früher oder später von einander lösen, kann am Wesen der Encystirung nichts ändern. Wenn also der Tod der Monoplastiden in der Encystirung liegt, dann muss er auch bei den Polyplastiden dort liegen, oder vielmehr in den „Verjüngungsvorgängen" welche nach Götte das Wesen der Encystirung ausmachen. Nicht in der „Auflösung des Zellverbandes" müsste Götte den Tod dieser niedersten wie der höchsten Polyplastiden finden, sondern in Verjüngungsvor-

[1]) A. o. O. p. 47.

gängen, die sich innerhalb ihrer Keimzellen abspielen. Wenn es im Wesen der Fortpflanzung begründet ist, dass die zur Fortpflanzung bestimmte Zelle zuerst einen „Verjüngungszustand“ durchmacht, der gleich Tod ist, so muss dies für die Fortpflanzungszellen aller Organismen gelten. Auch hinderte ja Nichts, solche „Verjüngungszustände“ für die Keimzellen der höheren Thiere anzunehmen; Götte nimmt sie auch offenbar an, wie aus den letzten Seiten seiner Schrift hervorgeht, auf welchen der Versuch gemacht wird, die Anschauungen von der Verjüngung und vom Keim-Tode mit den vorher entwickelten Ansichten von der Herleitung des Polyplastiden-Todes durch „Auflösung des Zellverbands“ einigermassen in Harmonie zu setzen. Götte hält noch immer an den Ansichten fest, welche er in seiner Entwicklungsgeschichte der Unke dargelegt hat, und nach welchen die Eizelle der höheren Metazoën, um zum „Keim“ zu werden, auch eine Verjüngung durchmachen muss, welche mit Tod verbunden ist. Nach seiner Auffassung [1]) ist bekanntlich „das befruchtungsfähige Ei des Bombinator igneus weder im Ganzen noch zum Theil, weder nach der Entstehung, noch nach der fertigen Erscheinung eine Zelle, sondern blos eine wesentlich homogene, in eine äusserlich angebildete Hülle eingeschlossene organische Masse“. Diese Masse ist „unorganisirt und nicht lebend“ [2]) und auch „für die ersten Entwicklungserscheinungen der-

---

[1]) „Entwicklungsgeschichte der Unke“ Leipzig 1875, p. 65.

[2]) Ebendaselbst. p. 842.

selben müssen Lebensvorgänge ausgeschlossen werden". Somit wird das Leben zwischen zwei auseinander hervorgehenden Individuen stets wieder unterbrochen, wie denn auch in der jetzt erschienenen Schrift ausdrücklich gesagt wird: „Eine Kontinuität des Lebens der bei der Fortpflanzung aufeinander folgenden Individuen besteht im Verjüngungszustand der Monoplastiden so wenig, als in dem daraus hervorgehenden Keimzustande der Polyplastiden" [1]).

Das ist wenigstens consequent gedacht, wenn auch meiner Ansicht nach nicht nur unerwiesen, sondern auch irrig. Unconsequent und logisch verfehlt aber ist es, wann nun trotzdem Götte den Tod der Metazoën auf ganz andere Weise herleitet, nämlich von der Auflösung ihres Zellverbandes. Es lag freilich allzusehr auf der Hand, dass der Tod der Metazoën nicht die Keimzellen, sondern das Individuum betrifft, welches sie hervorbringt, er musste also auf einen andern Ursprung des Todes Bedacht nehmen, der denselben dem Körper (Soma) zuschiebt. Wenn es noch irgendwie zweifelhaft sein könnte, dass die Encystirung der Monoplastiden nicht einem Tode entspricht, so würde hierin der Beweis gelegen sein!

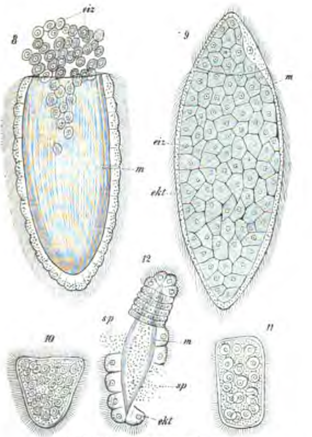
In dieser Herleitung des Polyplastiden-Todes liegt aber noch eine weitere verhängnissvolle Begriffs-Verwechselung. Bei den niedersten Polyplastiden, bei welchen die Zellen noch gleichartig sind, bei welchen also auch jede Zelle noch Fortpflanzungszelle ist, soll

---

[1]) „Ursprung des Todes" p. 79.

die Auflösung des Zellverbandes Tod sein, indem dadurch „die Integrität des Mutterindividuums unbedingt aufgehoben wird" (p. 78). Die Aufhebung eines Begriffes, hier also des Begriffs der Zellencolonie als einer höheren Individualitätsstufe, ist aber doch höchstens in tropischem Sinne ein Tod zu nennen und hat mit dem realen Tod, dem wirklichen Absterben eines Individuums, Nichts zu thun. Oder sollte man eine solche Magosphæra nicht etwa durch Kochen, oder sonstwie künstlich tödten können, und wäre der Zustand, der dann einträte, etwa kein Tod? Selbst wenn man den Tod blos als „Stillstand des Lebens" definiren will, ist die Auflösung einer Magosphæra-Kugel in viele einzelne, weiterlebende Zellen kein Tod, denn das Leben der organischen Substanz, welches die Kugel bildet, hört dabei nicht auf, sondern äussert sich nur in andern Formen. Es ist ein Sophismus, zu sagen: das Leben hört auf, weil diese Form des Zusammenlebens der Zellen aufhört; in Wahrheit steht das Leben keinen Augenblick still, bei der Auflösung der Magosphæra stirbt nichts Reales, kein Zellkomplex, sondern nur ein Begriff! Homoplastiden, d. h. Zellkolonien, die aus völlig gleichartigen Zellen zusammengesetzt sind, haben überhaupt noch keinen natürlichen Tod, weil eben jede ihrer Zellen noch zugleich Fortpflanzungs- und Körperzelle ist und nicht dem natürlichen Tod verfallen sein kann, soll nicht die Art untergehen.

Richtiger ist es, wenn Götte an jenen merkwürdigen Schmarozern, den Orthonectiden, eine Erscheinungsweise des Todes zu illustriren sucht, insofern



Orthonectiden, freie Copien nach Julin.

8. Erste Weibchenform; der kappenförmige Vordertheil hat sich losgelöst und die Eizellen treten frei aus. 9. Zweite Weibchenform, *eiz* Eizellen, darüber die Muskellage *m* und das Ektoderm. 10. u. 11. Zwei Bruchstücke eines solchen, durch spontane Theilung zerstückelten Weibchens; die Eizellen sind in körnige Masse eingebettet und machen in ihr die Embryonalentwicklung später durch, das ganze Stück ist von Wimperzellen umschlossen. 12. Männchen im Moment der Samenentleerung durch Zerfall des Ektoderms *(ekt)*; *sp* Spermatozoën durch die Lücken des Ektoderms austretend, *m* Muskeln.

Digitized by Google

es sich bei diesen um einen wirklichen Tod handelt. Hier haben wir es zwar auch noch mit einem sehr niederen Organismus zu thun, aber doch mit einem, der weit über jener hypothetisch zur ächten Homoplastide vervollkommneten Magosphæra steht, denn hier sind die Zellen nicht mehr alle gleich, welche den Körper zusammensetzen, sondern sie sind verschieden, ja sogar schon zu den primitiven Keimblättern gesondert und zu einer Thierform gestaltet, welche man mit Recht der Gastrula-Form gleichsetzen kann. Ganz so einfach, wie sie Götte abbildet (a. a. O. p. 42) sind sie allerdings nicht, sie bestehen nicht blos aus Ektoderm und Fortpflanzungszellen, sondern das Entoderm setzt sich nach Julin[1]) aus zwei Schichten zusammen, den Keimzellen und einer während der Entwicklung mächtigen Schichte von Muskelzellen, und bei der zweiten Weibchenform sind die Eizellen noch von einer ziemlich mächtigen körnigen Gewebslage umgeben. Doch ist es richtig, dass, besonders im geschlechtsreifen Weibchen der ersten Form die Hauptmasse nicht nur des Entoderms, sondern auch des gesammten Körpers aus Eizellen besteht, so dass dasselbe einem dünnwandigen, mit Eizellen gefüllten Schlauche gleicht. Die Entleerung der Keimzellen erfolgt durch Bersten des dünnen Ektodermschlauchs und wenn sie alle entleert sind, so ist die dünne zerrissene Hülle von Wimperzellen nicht mehr im Stande weiter zu leben, sie stirbt

[1]) „Contributions à l'histoire des Mesozoaires. Recherches, sur l'organisation et le developpement embryonnaire des Orthonectides". Arch. de Biologie, Vol. III. 1882.

ab. So wird es wenigstens von Götte angenommen und wahrscheinlich mit Recht. Das wäre also der wirkliche Tod dieser Orthonectiden, und wenn wir einmal dieselben als ursprüngliche niedere Formen (Mesozoën) gelten lassen wollen, so hätten wir also hier, von unten aufsteigend, zum ersten Mal den natürlichen Tod. Schwerlich liegen indessen seine Ursachen so klar vor, als Götte zu glauben scheint, wenn er ihn als eine „nicht nur erfahrungsmässig nothwendige, sondern eine schlechterdings unvermeidliche Wirkung" der Fortpflanzung bezeichnet. Dies wird dahin erläutert, dass hier das Entoderm lediglich aus Keimzellen bestehe, dass aber das Leben auf dem „physiologischen Zusammenwirken" von Entoderm und Ektoderm beruhe, folglich aufhören müsse, wenn das gesammte Entoderm bei der Fortpflanzung ausgestossen werde. Ich will davon absehen, dass bei dieser Beweisführung die Anwesenheit eines Mesoderms ganz übergangen wird, mir scheint es aber keineswegs so selbstverständlich vom rein physiologischen Standpunkt aus, dass der Ektodermschlauch mit der Muskelschicht absterben muss, nachdem die Keimzellen ausgetreten sind. Bei denjenigen Weibchen, auf welche Götte hier allein sich bezieht, bleibt dieser Schlauch bis auf eine Kappe am Vorderende, die zum Austritt der Eizellen abgesprengt wird, zunächst ganz unversehrt, und da er nach wie vor in nahrungsreicher Flüssigkeit schwimmt, so wäre doch der Beweis erst zu führen, dass er sich ohne seine Keimzellen nicht ebensogut sollte ernähren können, als vorher mit ihnen.

Warum stirbt er nun dennoch? Meine Antwort darauf lautet einfach: weil seine Zeit um ist, weil seine Lebensdauer auf eine bestimmte Zeit normirt ist, und zwar auf die Zeit bis zur vollendeten Fortpflanzung, weil die physische Constitution dieses Soma so eingerichtet ist, dass es nur bis zur Ausstossung der Keimzellen lebensfähig bleibt und dann abstirbt, mögen auch die äussern Umstände für seine weitere Ernährung noch so günstig sein.

Dass dies die richtige Auffassung ist, wird zweifellos, sobald man auch die Männchen und die zweite Weibchenform ins Auge fasst, denn bei diesen beiden zerfällt der Körper nicht in Folge der Fortpflanzung, sondern als Vorbereitung zu derselben!

Götte nimmt auf die zweite Weibchenform nur in einer Anmerkung Bezug, in welcher er sagt: es scheint „bei einer zweiten weiblichen Form dieser Thiere der ganze Körper erst in mehrere Stücke zu zerfallen, deren Oberhaut allmälig ganz atrophirt und so noch vor der Entleerung der Eier abstirbt.“ Nach der Darstellung Julin's[1]), auf welcher auch Götte fusst, verhält sich aber die Sache nicht unwesentlich anders. Die Eier werden nämlich überhaupt nicht entleert, sondern sie machen ihre volle Embryonalentwicklung im Körper der Mutter durch, der sich vorher spontan in mehrere Stücke theilt. Die Eier bilden aber hier auch nicht, wie bei der andern Weibchenform, den

[1]) A. a. O. p. 37.

einzigen Bestandtheil des Entoderms, sondern sie sind, wie bereits gesagt wurde, eingebettet in eine ziemlich voluminöse feinkörnige Masse, auf deren Kosten, oder doch unter deren Vermittlung sie sich ernähren und während ihrer Entwicklung bedeutend heranwachsen. Aber nicht nur diese körnige Masse, sondern alle Schichten des Mutterkörpers, auch das Ektoderm bleiben während der Embryonalentwicklung der Jungen erhalten, ja das Ektoderm muss sogar bei der Theilung des Mutterthiers ein Wachsthum eingehen, denn es überzieht die Theilstücke allseitig und vermittelt so durch seine Wimpern das Umherschwimmen in der Leibesflüssigkeit des Wirthes. Später verlieren sich die Wimpern, und das Theilstück des Mutterthiers hängt sich irgendwo in der Leibeshöhle fest; die Jungen machen sich frei, und das Stück vom Soma des Mutterthiers — geht wohl zu Grunde durch Zerfall und Resorption [1]). Dasselbe scheint also hier von den Embryonen gewissermassen aufgezehrt zu werden, wie das ja auch sonst wohl vorkommt, wenn freilich auch nur selten. Man wird es schwerlich als eine ursprüngliche Einrichtung betrachten und darauf den Beweis gründen wollen, dass „die Fortpflanzung" nothwendig von lethaler Wirkung für den Polyplastiden-Organismus sein muss.

[1]) Anmerkung. Julin spricht sich über diesen Punkt nicht näher aus, auch der Zeitpunkt in welchem die Ektodermzellen atrophiren, ist nicht ganz klar, was übrigens irrelevant ist für die Ursache des Todes, da die körnige Masse um die Eizellen herum jedenfalls doch auch zum „Soma" der Mutter gehört.

Was nun vollends die Männchen betrifft, so schwellt bei ihnen die Samenmasse den Körper durchaus nicht so auf, dass sie seine Wand sprengen und so sich den Austritt erzwingen könnte. Allein die grossen Zellen des Ektoderms atrophiren freiwillig um die Zeit der Geschlechtsreife, sie fallen hier und da ganz ab und der Samen hat freien Austritt. Auch hier ist also der Zerfall des Körpers nicht Folge der Fortpflanzung, sondern die Fortpflanzung kann nur stattfinden, wenn der Zerfall des Körpers ihr vorausgeht!

Man wird in dieser merkwürdigen Einrichtung kaum etwas Anderes sehen können, als eine Anpassung der Dauer der Körperzellen an die Fortpflanzung; und diese Anpassung war möglich, weil der Körper nach der Entleerung der Geschlechtsprodukte keinen Werth mehr für die Erhaltung der Art hatte.

Nehmen wir aber selbst an, der Tod der Orthonectiden sei im Götte'schen Sinne eine Folge „der Fortpflanzung“, insofern der einen, wie der andern Weibchenform, ja auch den Männchen durch den Austritt der in Menge entwickelten Keimzellen oder Embryonen die physiologische Möglichkeit des Weiterlebens entzogen würde, wie ist es möglich, daraus die Nothwendigkeit des Todes, als einer Folge der Fortpflanzung für sämmtliche Polyplastiden ableiten zu wollen? Muss denn der Körper, das Soma, bei allen Metazoën so dürftig entwickelt sein gegenüber der Keimzellen-Masse, dass die Ausstossung derselben seinen Tod zur Folge hat? Verhält es sich nicht meistens gerade umgekehrt, so zwar dass die Masse der Körperzellen die

der Keimzellen um das Hundert- und Tausendfache übertrifft? und besitzt nicht der Körper eine so völlige Unabhängigkeit von den Keimzellen in Bezug auf seine Ernährung, dass er durch die Ausstossung derselben nach dieser Richtung hin nicht im allergeringsten nachtheilig afficirt zu werden braucht? Und wenn nun orthonectidenartige Vorfahren ihre geringfügige somatische Hälfte dem Untergange preisgeben mussten nach Ausstossung der Keimzellen, weil dieselbe allein nicht mehr im Stande war, sich zu ernähren, folgt daraus, dass den somatischen Zellen nun die Fähigkeit weiterzuleben auf immer entzogen war, auch wenn sie in den phyletischen Nachkommen wieder unter günstigere Bedingungen gelangten? mussten sie nun für alle Zeiten „die Todesnothwendigkeit erben“? woher auf einmal diese principielle Aenderung ihrer Natur, da sie doch vorher — d. h. vor der Differenzirung der Homoplastiden zu Heteroplastiden — die Unsterblichkeit der einzelligen Wesen besassen?

Und dabei ist noch gar nicht in Rechnung gezogen, dass es doch nur eine Annahme ist, wenn die Orthonectiden als Paradigma der niedersten Metazoën (Heteroplastiden) aufgestellt werden. Ich will mich auch nicht damit aufhalten, diesen Punkt besonders zu betonen, aber dass diese parasitischen Wesen, wie fast alle Entoparasiten in stärkerem Grade rückgebildet sind, geht schon aus der Art ihrer Gastrula-Bildung (durch Embolie) hervor, aus dem Mangel eines Mundes und dem eines Magens. Denn dass die Gastrula, wenn sie als selbständige Thierform bestanden hat, ursprünglich

Beides besass, kann doch wohl keinem Zweifel unterliegen, und die Masse von Eizellen, welche das Innere der weiblichen Orthonectiden füllt, ist eine Anpassung an die parasitische Lebensweise, welche einerseits einen Magenraum überflüssig machte, andererseits die Hervorbringung einer grossen Zahl von Keimzellen erheischte[1]. Dass die Orthonectiden so wie sie heute sind, nicht frei gelebt haben können, ist sicher, und ebenso, dass ihre Anpassung an den Parasitismus nicht in die ersten Anfänge der phyletischen Metazoën-Entwicklung fallen konnte, denn sie schmarotzen in Seesternen und Nemertinen, d. h. in relativ hoch entwickelten Metazoën. Somit ist es durchaus zweifelhaft, ob die Orthonectiden wirklich Anspruch haben, als typische Formen niederster Heteroplastiden zu gelten und ihre Fortpflanzung

---

[1]) Anmerkung. Leuckart findet eine so grosse Aehnlichkeit zwischen den eben ausschlüpfenden Jungen von Distoma und den Orthonectiden, dass er geneigt ist, diese Letzteren für Trematoden zu halten, „die sich trotz ihrer Geschlechtsreife nicht über den Embryonalzustand der Distomeen hinaus entwickelt" haben („Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels", Zool. Anzeiger 1881, No. 99). In Bezug auf die den Orthonectiden in Lebensweise und Bau ähnlichen Dicyemiden hat schon Gegenbaur („Grundriss d. vergleich. Anatomie") die Ansicht ausgesprochen, sie gehörten zum „Entwicklungskreise von Plattwürmern", Giard rechnet beide zum „Phylum der Würmer", indem er sie als stark rückgebildet durch Parasitismus ansieht, und Whitman, der neueste Untersucher der Dicyemiden, spricht sich in seinen vortrefflichen „Contributions to the Life-History and Classification of the Dicyemids" (Leipzig 1882) in demselben Sinne aus.

als „typisch für die uns unbekannten Stammformen aller Polyplastiden“ (p. 45). Nehmen wir aber selbst ihnen ähnliche Wesen als die ältesten Heteroplastiden an, so müssen diese als frei lebende Thiere einen Magenraum besessen haben und die Zellen, welche denselben begrenzten, müssen alle oder zum grossen Theil Verdauungszellen, jedenfalls können sie nicht alle Keimzellen gewesen sein, und es ist desshalb die Möglichkeit noch weniger zurückzuweisen, dass aus der blossen Ausstossung der Keimzellen eine Nothwendigkeit des Todes direct für sie nicht resultirte.

Sehen wir nun zu, in welcher Weise Götte es zu motiviren sucht, dass die bei den Orthonectiden zuerst erkennbare Ursache des Metazoën-Todes sich von da auf alle folgenden Metazoën, bis auf die höchsten Formen hinauf fortgeerbt habe. Leider vermisst man eine eigentliche Begründung dieser Annahme, und der Beweis beschränkt sich auf die Zusammenstellung einer Anzahl von Fällen, in welchen Tod und Fortpflanzung ganz oder nahezu der Zeit nach zusammenfallen. Dies würde nun auch dann Nichts beweisen, wenn post hoc immer auch propter hoc wäre, denn dem stehen eine Menge von Fällen entgegen, in welchen die beiden Momente nicht zusammenfallen. Aber wie ist es überhaupt statthaft, jene Fälle plötzlichen Todes nach der Eiablage oder Begattung, wie sie bei vielen höheren Thieren, besonders bei Insekten vorkommen und von mir früher zusammengestellt worden sind[1]), als Beweise

[1]) „Dauer des Lebens“ p. 28, 56 u. f., 90.

für die „lethale Wirkung der Fortpflanzung“ anzuführen, die doch offenbar Ausnahmen sind? In gewissem Sinn, nämlich in Bezug auf den einzelnen Fall ist es ja ganz richtig, dass der Tod in Folge der Fortpflanzung eintritt; das Bienenmännchen, welches regelmässig während der Begattung stirbt, erleidet unzweifelhaft den Tod in Folge des übermächtigen Nervenchoques; das Psychiden-Weibchen, welches alle seine Eier mit einem Male abgelegt hat, stirbt an „Erschöpfung“, mögen wir diese nun physiologisch definiren wie wir wollen und können.

Aber lässt sich nun daraus eine allgemeine lethale Wirkung der Fortpflanzung ableiten, in dem Sinne, den Götte damit verbindet, der die Fortpflanzung ausdrücklich und ganz allgemein „für den ausschliesslichen Grund des natürlichen Todes“ erklärt (p. 32)? Ich brauche mich nicht weiter bei den einzelnen Fällen aufzuhalten, sondern wende mich lieber gleich zum Fundament der ganzen Deduktion, denn es lässt sich leicht zeigen, dass dieses ausser Stand ist, den darauf errichteten Bau zu tragen. Die Vorstellung, dass die Fortpflanzung den Tod bedinge, ist nämlich aus ganz heterogenen Thatsachen rein formal zusammengesetzt. Weder das, was unter Tod verstanden wird, bleibt dabei dasselbe, noch die diesen Tod bedingende Wirkungsweise der Fortpflanzung. Die ganze Anschauung geht aus vom Encystirungsprocess; dieser wird als Keimbildung als die „eigentliche“ Fortpflanzung aufgefasst, und da nach Götte's Meinung alle Keimbildung mit einem Stillstand des Lebens verbunden ist, Stillstand des Lebens aber nach seiner Definition

gleichbedeutend ist mit Tod, so ist also die Fortpflanzung ihrem ureigensten Wesen nach mit Tod unzertrennlich verbunden. Es ist nothwendig, sich gegenwärtig zu halten, was Götte sich bei diesem Verjüngungsprocess denkt, um zu erkennen, dass es sich hier um etwas gänzlich Anderes handelt, als bei der „lethalen Wirkung der Fortpflanzung“, wie sie eben von Insekten erwähnt wurde. Jene mit der Encystirung und Keimbildung verbundene „Verjüngung“ ist ihm „eine Umprägung des specifischen Protoplasma's, wobei die Identität der Substanz die Vererbung sichert“, ein „wunderbarer Vorgang“, in welchem „die wichtigsten Erscheinungen im ganzen Leben der Thiere und wohl überhaupt aller Organismen, die Fortpflanzung und der Tod, wurzeln“ (p. 81). Mag nun jene „Umprägung“ wirklich existiren, oder nicht, jedenfalls glaube ich oben gezeigt zu haben, dass dieselbe nicht dem Tod der Metazoën entspricht, sondern dass sie — falls sie überhaupt bei den Metazoën vorkäme, in den Keimzellen selbst gelegen sein müsste, ja dass sie Götte selbst auch an andrer Stelle in diese hinein verlegt hat.

Während nun bei den Monoplastiden die Todesursache in dieser geheimnissvollen Umwandlung des Organismus zum Keim liegt, soll sie bei den Polyplastiden zunächst (bei der hypothetisch zu einem ächten Polyplastiden vervollkommneten Magosphæra) darin enthalten sein, dass der Organismus sich in die ihn zusammensetzenden Zellen, welche ja alle noch zugleich Keimzellen sind, auflöst, ein Vorgang, der offenbar gar Nichts von dem mystischen Dunkel enthält, welches

dem „Verjüngungsprocess“ anhängt, freilich aber auch kein realer Tod ist. Bei der Orthonectiden-Stufe erfolgt dann der Tod nicht dadurch, dass bei der Zerstreuung der Keimzellen gar nichts mehr übrig bliebe, sondern dadurch, dass nur ein so kleiner, lebensunfähiger Rest des Thieres übrig bleibt, dass er, unfähig sich selbst zu ernähren, nothwendig absterben muss. Von nun an bleibt wenigstens das Objekt des Todes und der Begriff des Todes der gleiche, allein nun wechselt der Begriff der „Fortpflanzung“. Was hat es mit der „Verjüngung des Protoplasmas“ zu thun, wenn die Rhabditiden-Weibchen von Ascaris ihren Tod dadurch finden, dass ihre eigene Brut sie auffrisst? (p. 34) liegt da irgend ein tieferer, im Wesen der Fortpflanzung begründeter Zusammenhang zu Grunde? oder wenn die „Redien und Sporocysten der Saugwürmer durch ihre Cercarien-Brut in langsam absterbende Schläuche verwandelt werden“? oder wie kann man überhaupt von einem „tödtlichen Einfluss der Fortpflanzung“ bei den Bandwürmern reden, weil „in den reifenden Gliedern derselben in ähnlicher Weise die gesammte Organisation unter dem Einfluss des sich anfüllenden und übermässig wachsenden Fruchthälters sich zurückbildet“. Sie bildet sich zurück in der That, aber gerade nur so weit, als es die Masse der sich entwickelnden Eier verlangt, der Tod tritt aber keineswegs ein, vielmehr kriechen solche reife Bandwurmglieder, wenn sie die nöthige Temperatur haben, noch selbständig umher. Wie kann man aber verkennen, dass es sich in diesem und den vorher erwähnten Fällen um Anpassungen an ganz specielle

Existenzbedingungen handelt, um Anpassung an die Massenentwicklung von Keimen in einem Mutterorganismus, der selbst keine neue Nahrung mehr zu sich nehmen kann, oder der überhaupt überflüssig geworden ist, weil er seine Pflicht der Art gegenüber erfüllt hat? Wenn das ein im Wesen der Fortpflanzung begründeter Tod sein soll, dann kann man auch den Tod des reifen Bandwurmglieds im Magensaft des Schweins, welches ihn frass, als Beweis dafür vorbringen.

Für Götte ist aber der Begriff Fortpflanzung ein Proteus, ganz wie der Begriff des Todes, er ist ihm in jeder Gestalt willkommen, wenn er nur dem Beweis zu dienen scheint. Wenn es wirklich im Wesen der Fortpflanzung läge, den Tod zu bedingen, so müsste dies in einem bestimmten und stets demselben Momente derselben gelegen sein, also etwa in der Nothwendigkeit einer „Umprägung“ des Protoplasmas der Keimzelle, wo dann freilich aber der „Tod“ auch nur in dieser Keimzelle selbst eintreten könnte, oder aber etwa in der Entziehung der Nahrung durch die Masse der wachsenden Keime — also etwa wie der Tod beim Menschen durch übermächtig wuchernde krankhafte Geschwülste erfolgen kann — oder aber in Folge der Entwicklung der Brut im Mutterleib, die sich übrigens doch nur auf weibliche Thiere beziehen, und schon desshalb keine tiefere und allgemeinere Bedeutung haben kann, oder ferner durch die Ablage selbst der Geschlechtsproducte, seien es Eier oder Samen, und durch die in Folge davon eintretende Unmöglichkeit weiterer Ernährung (Orthonectiden?),

oder schliesslich in dem übermässigen Nervenchoque, den die Ablage der Geschlechtsprodukte veranlasst —. Aber dass nun keines von allen diesen Momenten durchgeht und den Tod überall hervorruft, das beweist doch wohl unwiderleglich, dass der Tod als eine innere Nothwendigkeit nicht aus der Fortpflanzung hervorgeht, sondern dass er nur bald aus diesem, bald aus jenem Motiv mit ihr verknüpft sein kann. Es darf doch auch nicht übersehen werden, dass er in vielen Fällen überhaupt nicht mit ihr verbunden ist, da zahlreiche Metazoën ihre Fortpflanzung mehr oder weniger lang überleben.

Dass in der That ein dem natürlichen Tod der höheren Thiere entsprechender Vorgang bei den einzelligen fehlt, glaube ich jetzt sicher gestellt zu haben; der natürliche Tod beginnt also erst mit den vielzelligen Wesen, und auch unter diesen erst bei den Heteroplastiden. Er muss auch nicht aus einer absoluten inneren Nothwendigkeit, die im Wesen der lebenden Materie begründet ist, eingeführt worden sein, sondern aus Zweckmässigkeitsgründen, d. h. aus Nothwendigkeiten, die nicht schon aus den allgemeinsten Bedingungen des Lebens, sondern aus den speciellen Bedingungen entsprangen, unter welchen gerade die vielzelligen Organismen stehen. Wäre es nicht so, so müssten auch schon die einzelligen Wesen einen natürlichen Tod besitzen. Ich habe früher[1]) diese Idee schon ausgesprochen und auch

[1]) „Dauer des Lebens" p. 30 u. f.

bereits kurz angedeutet, in wiefern mir die Einrichtung des natürlichen Todes für die vielzelligen Wesen zweckmässig zu sein schien. Ich fand den letzten Grund der Normirung der Metazoën auf eine begrenzte und bestimmte Lebensdauer in der Abnutzung, welchen die Individuen im Laufe ihres Lebens unterworfen sind, in Folge derer dieselben unausbleiblich „um so unvollkommner, krüppelhafter werden und um so weniger die Zwecke der Art erfüllen können, je länger sie leben." Der Tod erschien mir so zweckmässig, „denn abgenutzte Individuen sind werthlos für die Art, ja sogar schädlich, indem sie Besseren den Platz wegnehmen".

Ich halte auch jetzt noch durchaus an dieser Auffassung fest, freilich aber nicht in dem Sinn, als hätte hier ein Kampf zwischen unsterblichen und sterblichen Variationen einer Art stattgefunden. Wenn mich Götte in diesem Sinn verstanden hat, so mag sich dies aus der in jener Rede gewählten kurzen Ausdrucksweise erklären, wenn er mir aber zugleich die Meinung beilegt, solchen hypothetischen, unsterblichen Metazoën eine beschränkte Fortpflanzungszeit zuerkannt zu haben, so wüsste ich nicht, aus welcher Stelle meiner Rede dafür ein Beleg beigebracht werden könnte. Nur unter dieser Voraussetzung aber passt der gegen mich gerichtete Vorwurf, einen Selectionsprocess angenommen zu haben, der gar nicht wirksam sein kann, weil der Vortheil, welcher der Art allerdings aus einer Abkürzung der Lebensdauer erwachsen würde, sich nicht in reichlicherer Fortpflanzung der kurzlebigen Individuen geltend mache könne. Gewiss wäre es irrig zu meinen,

„dass es in diesem, sowie in einem jeden ähnlichen Fall zur Erklärung eines Selectionsvorganges genüge, irgend einen Vortheil überhaupt zu construiren".[1]) Derselbe muss vielmehr „immer darauf hinauslaufen, dass die betreffenden Formen dauernd auf eine grössere Zahl von Nachkommen vererbt werden, als die andern Formen". Ich habe indessen überhaupt bisher noch nicht versucht, den Selectionsprocess im Einzelnen auszudenken, durch welchen die somatische Hälfte des Metazoën-Körpers auf eine beschränkte Dauer der Existenz normirt wurde, nur das der ganzen Einrichtung zu Grunde liegende allgemeine Princip wollte ich namhaft machen, ohne anzugeben, in welcher Weise dasselbe zur Anwendung gelangte.

Wenn ich jetzt versuche, dies zu thun und die allmälige Entstehung des natürlichen Todes der Metazoën theoretisch zu construiren, so muss ich wiederum mit einem Einwurf beginnen, den mir Götte macht und der sich wiederum auf das Wesen des Selectionsprocesses bezieht.

Da ich den Tod als eine Anpassungserscheinung betrachte, denselben also aus dem Selectionsprincip ableite, so findet Götte[2]), dass dadurch „die erste Entstehung des erblichen und daher in der betreffenden Organisation nothwendig gewordenen Todes nicht etwa erklärt, sondern bereits vorausgesetzt werde". „Die Wirkung und Bedeutung des Nützlichkeitsprincips

---

[1]) „Ursprung des Todes" p. 29.

[2]) A. a. O. p. 5.

besteht bekanntlich darin, unter den jeweilig vorhandenen Bildungen und Einrichtungen das Passendste auszulesen, nicht direkt Neues zu schaffen. Jede Neubildung entsteht zuerst ganz unabhängig von einem etwaigen Nutzen, aus gewissen materiellen Ursachen in einer Anzahl von Individuen, um, falls sie sich nützlich erweist und erblich ist, nach den Gesetzen der natürlichen Auslese in der betreffenden Thiergruppe sich auszubreiten. Bei jeder Steigerung ihrer Nützlichkeit infolge neuer Abänderungen wird diese Ausbreitung zunehmen, endlich sich auf die ganze Gruppe erstrecken. So bewirkt also der Nutzen die Erhaltung und Ausbreitung der Bildung, hat aber mit den Ursachen ihrer Entstehung in den ersten und infolge der Vererbung in allen übrigen Individuen nicht das mindeste zu thun. In diesen erblichen Ursachen beruht aber gerade die Nothwendigkeit der beregten Bildung, deren Nutzen folglich ihre Nothwendigkeit in keiner Weise erklärt."

„Dies auf die Entstehung des natürlichen, durch innere Ursachen hervorgerufenen Todes angewandt, würde ergeben, dass derselbe zuerst in einer Anzahl von den ursprünglich unsterblichen Metazoën nothwendig und erblich wurde, ehe von einer Wirkung seiner Zweckmässigkeit die Rede sein konnte; diese Wirkung konnte aber in nichts Anderem bestehen, als dass von den Individuen, welche jene einmal entstandenen Todesursachen erbten, im Kampf ums Dasein immer mehr am Leben blieben und sich fortpflanzten, als von den andern, welche freilich potentia unsterblich, aber in

jenem Kampfe benachtheiligt und daher den zerstörenden Zufällen mehr ausgesetzt waren. Die gegenwärtige Nothwendigkeit des natürlichen Todes aller Metazoën wäre also — „durch ununterbrochene Erbschaft“ von jenen ersten sterblichen Metazoën abzuleiten, deren Tod aus inneren Ursachen nothwendig wurde, bevor das Nützlichkeitsprincip zu Gunsten seiner Ausbreitung in Thätigkeit treten konnte.“

Ich habe darauf Folgendes zu erinnern. Es ist schon oft gesagt worden, Selection könne nichts Neues schaffen, sondern nur das zur Herrschaft bringen, was ihr zur Wahl geboten werde, das ist aber nur in einem sehr beschränkten Sinne wahr. Enthält doch die bunte Welt der Thiere und Pflanzen, welche wir um uns sehn, erecht Vieles, was man neu nennen dürfte im Vergleich zu den ersten Urwesen, aus denen doch alles folgende unserer Anschauung nach durch Selectionsvorgänge sich entwickelt hat. Von Blättern und Blüthen, von Verdauungsorganen, Kiemen, Lungen, Beinen und Flügeln, von Knochen und Muskeln war zur Zeit der alleinigen Existenz der Urthiere noch Nichts vorhanden, und doch muss alles Dieses nach dem Selectionsprincip aus ihnen entstanden sein. In gewissem Sinn lag es freilich von vornherein schon in ihnen, nämlich als Möglichkeit, es aus ihnen zu entwickeln, gewiss aber weder vorgebildet noch als Nothwendigkeit. Zur Nothwendigkeit ist vielmehr gerade dieser thatsächlich eingehaltene Entwicklungsgang eben erst durch die Thätigkeit der Selection geworden, d. h. durch die Auswahl der verschiedenen Möglichkeiten nach ihrer

Nützlichkeit, durch die Anpassung der Organismen an die äusseren Lebensbedingungen. Wenn wir also überhaupt einmal das Selectionsprincip annehmen, dann müssen wir auch zugestehen, dass es in der That Neues schaffen kann, wenn auch nicht plötzlich und unvermittelt, sondern immer nur in kleinsten Stufen und auf Grundlage der gegebenen Abänderungen. Diese können nur als kleinste und wie ich kürzlich zu zeigen versuchte,[1]) nur als quantitative gedacht werden, und erst durch ihre Häufung kommen grosse Abänderungen zu Stande, d. h. solche, welche auch uns auffällig werden, und die wir als etwas „Neues" bezeichnen.

Der Vorgang lässt sich etwa den Wanderungen eines Mannes vergleichen, der zu Fuss, also in kleinen Etappen, ausgeht von einem bestimmten Punkt auf beliebige Zeit und in beliebiger Richtung. Er hat die Möglichkeit eine unendliche Menge von Reiserouten zu machen über die ganze Erde hin. Wenn er nun ganz nach seiner Willkür, d. h. nach seinem Nutzen, Gefallen und Interesse gehen kann, vorwärts, nach rechts und links, auch nach rückwärts, mit grossen und kleinen Ruhepausen, und er dann in einem gegebenen Moment die Wanderung beginnt, so liegt die bestimmte Reiseroute, welche er thatsächlich einhalten wird, schon in ihm, denn bei seinem bestimmten Temperament, Verstand, Erfahrung, Geschmack u. s. w. wird sein Weg in jedem Moment der Wanderung bestimmt sein durch die

---

[1]) „Ueber Vererbung" p. 53.

Umstände, die er dort vorfindet, er wird zurüchweichen, wenn er an ein Gebirge kommt, das ihm zu hoch zum Uebersteigen dünkt, er wird nach rechts ausbiegen, wenn ihm der reissende Strom besser nach dieser Seite umgehbar erscheint, er wird rasten, wenn er sich irgendwo behaglich fühlt, dagegen weiter eilen, wenn er sich von Feinden verfolgt weiss, und seine ganze thatsächlich eingeschlagene Route wird somit trotz seiner vollkommen freien Wahl doch eine von vornherein durch den Punkt und den Moment des Ausgangs und die Verhältnisse, welche zu jeder gegebenen Zeit an jedem von ihm berührten Ort herrschen, bestimmte sein; man würde sie voraussagen können, wenn man diese Momente bis in's Einzelnste hinein übersähe.

Der Wanderer ist die einzelne Art, die Marschroute entspricht den Veränderungen, welche sie durch Selection erleidet, und diese wird bestimmt durch ihre physische Natur und durch die Lebensbedingungen, in welchen sie sich jeweils befindet, sie kann von jedem Punkt aus, an den sie gelangt, eine Menge verschiedener Abänderungen eingehen, aber in Wirklichkeit wird sie immer nur die eine thatsächlich eingehen, welche den herrschenden äusseren Umständen nach die für sie nützlichste ist. Sie wird unverändert bleiben, sobald und solange sie mit ihrer augenblicklichen Umgebung in vollkommenem Gleichgewicht steht, und sie wird beginnen wieder abzuändern, sobald dieses Gleichgewicht gestört wird. Es kann schliesslich auch vorkommen, dass trotz aller Bedrängniss durch concurrirende Arten doch keine Umgestaltung mehr eintritt, weil keine der

unzähligen kleinsten Abänderungen, die allein nur möglich sind, zum Sieg verhelfen kann, so etwa wie jener nur auf seine Füsse angewiesene Wanderer, wenn er von übermächtigen Feinden verfolgt ans Meer gelangt, nothwendig erliegen muss. Ihm könnte nur ein Schiff Hülfe bringen, wie der dem Untergang preisgegebenen Art nur Abänderungen von bedeutendem Belang, die sie eben plötzlich hervorzubringen nicht im Stande ist.

Wie aber der Wanderer sich im Laufe seines Lebens unbegrenzt weit und in den complicirtesten Zickzacklinien von seinem Ausgangspunkt entfernen kann, so auch der Bau einer Urthier-Form im Verlaufe des irdischen Lebens; wie jener im Beginn seiner langsamen Wanderung aus dem Weichbild seines Ausgangspunktes nicht herauskommen zu können schien, und sich dann doch nach Jahren an weit entfernten Punkten findet, so leiten auch die unscheinbaren Veränderungen, welche die ersten Myriaden von Generationen einer Thierform bezeichneten, in zahllosen weiter noch folgenden Myriaden zu Formen hin, die total verschieden von jenen ersten scheinen und doch ganz allmälig aus ihnen hervorgegangen sind. Das ist eigentlich selbstverständlich und bedarf keines Gleichnisses, trotzdem aber wird es nicht selten ausser Acht gelassen, so gerade in der Behauptung, dass Selection nichts Neues schaffen könne, während sie doch in der That es ist, welche die vielen verschwindend kleinen Schritte der natürlichen Variationen so summirt und combinirt, dass immer wieder Neues daraus hervorgeht.

Wenn man dies auf die Einführung des natürlichen Todes anwendet, so wird man sich den Vorgang vielleicht so vorstellen dürfen, dass schon mit der Differenzirung der Homoplastiden zu Heteroplastiden, also mit Eintreten der Arbeitstheilung bei einer gleichartigen Zellenkolonie, der Selectionsprocess sich nicht nur auf die physiologischen Eigenschaften der Nahrungsaufnahme, Bewegung, Empfindung und Fortpflanzung bezog, sondern auch auf die Lebensdauer der einzelnen Zellen; wenigstens insoweit, als es keine bedingte Nothwendigkeit mehr war, die Fähigkeit unbegrenzter Dauer beizubehalten. Die somatischen Zellen konnten somit, falls dies sonst vortheilhaft war, eine Constitution annehmen, welche die unbegrenzte Dauer ausschloss.

Man könnte mir einwerfen, dass Zellen, deren Vorfahren die Fähigkeit besassen, ewig weiter zu leben, unmöglich sterblich im Princip, d. h. aus innern Ursachen werden könnten, und zwar weder plötzlich, noch allmälig, denn dies würde der Voraussetzung widersprechen, welche ihren Vorfahren und deren Theilungsprodukten die Unsterblichkeit zusprach. Diese Beweisführung ist zwar richtig, aber nur so lange, als die Nachkommen von ein und derselben Art bleiben, nicht aber dann, wenn ein Zeitpunkt eintritt, in welchem die zwei Theilprodukte einer potentia unsterblichen Zelle sich verschieden gestalten, wenn also eine der physischen Constitution nach ungleiche Theilung stattfindet. Nun ist es denkbar, dass die eine Theilhälfte, die zur Unsterblichkeit nöthige physische Contitution beibehält, die andere aber nicht, so gut es

denkbar ist, dass eine solche auf ewige Dauer eingerichtete Zelle ein Stück von sich abschnürt, welches zwar eine Zeit lang weiter lebt, ohne aber die volle Lebensfähigkeit einer Zelle zu besitzen, oder wie es denkbar ist, dass eine solche Zelle eine gewisse Menge organischer Substanz aus sich ausstösst, die schon todt, d. h. reines Exkret ist, sobald sie den Körper verlässt. So lässt sich auch eine ungleiche wirkliche Zelltheilung denken, bei welcher nur die eine Theilhälfte die Bedingungen der Vermehrung in sich trägt, und ebenso ist es denkbar, dass die Constitution einer Zelle es bedingt, dass sie nur eine bestimmmte Lebensdauer haben kann, wie denn Beispiele davon vor Aller Augen liegen, da eine grosse Menge von Zellen der höheren Metazoën in der That durch ihre Funktion zu Grunde gehen. Je specifischer eine Zelle, d. h. je mehr sie nur auf eine bestimmte Funktion eingerichtet ist, um so leichter wird dies vermuthlich der Fall sein, und wer will dann sagen, ob die begrenzte Lebensdauer blos die Folge der hochpotenzirten, einseitigen Leistung, oder aber selbst schon beabsichtigt, d. h. durch anderweitige Vortheile bedingt war? Jedenfalls wird man sagen dürfen, dass der Nachtheil der beschränkten Dauer dieser Zellen durch den Vortheil ihrer hochpotenzirten Leistungen aufgewogen wird. Obgleich keine Funktion des Körpers nothwendig die Begrenzung der Lebensdauer des sie tragenden Formelementes erheischt, wie die einzelligen Wesen beweisen, so können doch alle mit einer solchen begrenzten Dauer verbunden

werden, ohne dass die Art dadurch Schaden leidet, wie die Metazoën beweisen; nur die Fortpflanzungszellen ertragen eine solche Beschränkung nicht, und bei ihnen allein stellt sie sich auch nicht ein. Sie *konnten* die Unsterblichkeit aber auch nicht verlieren, falls überhaupt die Metazoën von den unsterblichen Protozoën stammen, weil sie dem Begriff nach nicht verloren gehen *kann*. Der Körper, das Soma erscheint unter diesem Gesichtspunkt gewissermassen als ein nebensächliches Anhängsel der eigentlichen Träger des Lebens: der Fortpflanzungszellen.

Wie es nun also möglich war, dass durch Auswahl der sich bietenden chemisch-physikalischen Variationen des Protoplasma's sich specifische Körperzellen differenzirten — je eine Art für jede somatische Funktion — so musste es auch möglich sein, dass gerade solche Variationen zur Herrschaft gelangten, deren Constitution ein Aufhören der Funktionirung nach bestimmter Zeit mit sich brachte. Dies wäre aber dann, wenn man es auf die Gesammtheit der somatischen Zellen bezieht, nichts Anderes, als der *erste natürliche Tod*. Ob man nun die beschränkte Dauer der zu Körperzellen specialisirten Zellen als blosse Folge ihrer Differenzirung anzusehen habe, oder zugleich auch als Folge eines speciell auf Abkürzung ihrer Lebensdauer gerichteten Selectionsprocesses, könnte, wie bereits erwähnt, zweifelhaft scheinen, ich neige mich aber dennoch mehr der letzteren Ansicht zu, denn wenn es nützlich gewesen wäre, dass die somatischen Zellen die ewige Dauer ihrer Vorfahren, der einzelligen Wesen behalten

hätten, so müsste das wohl ebenso gut möglich gewesen sein, als es später noch — bei den höheren Metazoën — möglich war, dass ihre Lebens- und Fortpflanzungsdauer auf das Hundert- und Tausendfache wieder verlängert wurde. Es lässt sich zum mindesten kein Grund angeben, weshalb es nicht möglich gewesen sein könnte.

Was man sich nun aber hier als die direkten Motive des Selectionsvorgangs zu denken hätte, das ist bei der geringen Kenntniss, welche wir vom Leben und der Fortpflanzung niederster Metazoën haben, schwer zu errathen; worin der direkte Vortheil lag, durch welchen die nur zu begrenzter Dauer befähigte somatische Zelle den Sieg davontrug über die zu ewiger Dauer befähigte, wer wollte wagen, dies mit Bestimmtheit zu sagen? vielleicht eben gerade in der besseren Funktionirung in ihrer speciellen, physiologischen Aufgabe, vielleicht aber auch in einem Plus von Materie und Kraft, welches durch diesen Verzicht der Körperzellen den Fortpflanzungszellen zu gute kam und dem Ganzen grössere Widerstandskraft im Kampf ums Dasein verlieh, als es gehabt hätte, wenn alle Zellen gleich dauerhaft hätten eingerichtet werden müssen. Aber wer vermöchte heute schon in diese innersten Beziehungen der Organismen einen klaren Blick zu thun, zumal wenn es sich um solche niederste Metazoën-Formen handelt, die wie es scheint in der heutigen Lebewelt nur sehr spärlich noch vertreten sind, und deren äussere Lebenserscheinungen wir nur von zwei Arten kennen, deren Abstammung zweifelhaft ist, die aber beide jedenfalls viel von ihrem ursprüng-

lichen Wesen, sowohl in Bau als Funktion, durch Parasitismus verloren haben. Nur die Orthonectiden und Dicyemiden kennen wir einigermassen, von der einzigen, bis jetzt bekannten frei lebenden Form, dem von F. E. Schulze entdeckten Trichoplax adhærens kennen wir die Fortpflanzung noch gar nicht, und auch die übrigen Lebenserscheinungen noch zu wenig, als dass sich darauf irgend Etwas aufbauen liesse.

Hier mag es am Platz sein, noch einmal auf die Ableitung des Metazoën-Todes zurückzukommen, wie sie Götte von den Orthonectiden aus versuchte, als er vergass, dass nach seiner Anschauung der natürliche Tod ja schon von den Monoplastiden her ererbt ist, also nicht noch einmal auf eine ganz neue Weise bei den Polyplastiden entstehen kann. Danach hätte der Tod bei jenen niedersten Metazoën in Folge der Keimentleerung nothwendig eintreten müssen und wäre dann durch seine stete Wiederholung schliesslich erblich geworden. Dabei ist aber nicht zu vergessen, dass die Todes-Ursache in diesem Falle eine rein äusserliche wäre, darin bestehend, dass die übrigbleibenden somatischen Zellen nach Ablösung der Fortpflanzungszellen nicht mehr, oder nicht mehr genügend ernährt werden könnten; also der Grund ihres Absterbens läge nicht in ihrer Constitution, sondern in den ungünstigen Bedingungen, unter welche sie gerathen, wir hätten also hier nicht die Einrichtung des natürlichen Todes, sondern vielmehr einen künstlichen Tod, der sich nur regelmässig bei jedem Individuum zur selben Zeit wieder einstellte, weil es zu

gewisser Lebenszeit stets wieder in dieselben ungünstigen Bedingungen seines Weiterlebens geriethe. Es wäre kaum viel anders, als wenn die Lebensbedingungen einer Art es mit sich brächten, dass jedesmal nach einer gewissen Dauer der Existenz der Hungertod über sie hereinbräche. Nun wissen wir aber doch, dass bei den höheren Metazoën der Tod aus rein innern Ursachen eintritt, dass er in der Organisation selbst vorgesehen ist als das normale Ende des Lebens, wir hätten also mit dieser Ableitung nichts gewonnen, sondern müssten dann dem eigentlichen, aus innern Ursachen eintretenden natürlichen Tod in einer späteren Periode der Metazoën-Entwicklung nachspüren.

Allerdings wird es ja an Solchen nicht fehlen, welche glauben, aus dem bei jedem Individuum immer wieder von Neuem und zur selben Zeit eintretenden künstlichen Tod, wie er eben für die Orthonectiden vorausgesetzt wurde, könne mit der Zeit ein natürlicher Tod entstanden sein, allein ich würde einer solchen Ansicht nicht zustimmen können, weil sie die Vererbung erworbener Eigenschaften voraussetzt, die mir nicht nur nicht bewiesen, sondern auch solange als nicht annehmbar erscheint, als sie nicht direkt oder indirekt erwiesen ist.[1]) Ich wüsste mir keine Vorstellung davon zu machen, wie es möglich sein sollte, dass dieser angenommene Hungertod der somatischen Zellen sich den Keimzellen derart mit-

---

[1]) Vergleiche: Weismann, „Ueber die Vererbung," Jena 1883.

theile, dass sie nun in der folgenden oder einer der folgenden Generationen einen Organismus aus sich entwickelten, dessen somatische Zellen von selbst abstürben, wenn die Zeit herankommt, in welcher ihre Vorfahren dem Hungertod erlagen. Ich vermöchte mir davon ebensowenig irgend eine haltbare theoretische Vorstellung zu machen, als davon, dass die Nachkommen eines Katzenpaars, dem man die Schwänze abgehauen hat, schwanzlos geboren werden sollten, oder um genauer beim Beispiel zu bleiben, den Schwanz in derselben Lebensperiode verlieren sollten, in welcher er den Aeltern abgehauen worden war. Auch würde sich die Begreiflichkeit eines solchen Zusammenhangs dadurch für mich nicht erhöhen, wenn man annähme, die künstliche Schwanzentfernung sei bereits durch Hunderte von Generationen fortgesetzt worden. Mir scheint eine solche, wie überhaupt jede Veränderung nur dann denkbar und möglich, wenn sie von Innen heraus eingeleitet wird, d. h. wenn sie von Keimesveränderungen ausgeht. Hier also würde ich mir vorstellen, dass bei dem Uebergang der Homoplastiden in Heteroplastiden Keimesvariationen auftraten, welche es den unausgesetzt thätigen Selectionsprocessen möglich machten, die vorher ganz gleichen Zellen der Colonie in ungleiche zu differenziren, und zwar einerseits in vergängliche Körperzellen, andererseits in unsterbliche Fortpflanzungszellen.

Es ist übrigens ausserdem auch eine Täuschung, wenn man glauben wollte, den natürlichen Tod erklärt zu haben, wenn man ihn mit Zuhilfenahme der unbewiesenen Annahme der Vererbung erworbener Abände-

rungen aus dem Hungertod des Orthonectiden-„Soma“ ableitete. Es wäre doch vorher erst zu erklären, warum diese Organismen nur eine beschränkte Zahl von Keimzellen hervorbringen, um diese dann auf einmal zu entleeren und so das Soma in seine hülflose Lage zu versetzen! Warum werden denn nicht Keimzellen auf Keimzellen hervorgebracht, wie es doch bei den Monoplastiden indirect geschah — nämlich in den Generationsfolgen — und wie es bei den Metazoën direkt so vielfach geschieht? Dann würde das Soma nicht absterben müssen, denn nun bliebe ja immer ein junger Satz von Keimzellen zurück und ermöglichte das Weiterleben. Offenbar setzt diese ganze Einrichtung der einmaligen Bildung von Keimen und der plötzlichen Entleerung derselben schon die Hinfälligkeit der somatischen Zellen voraus, es ist eine Anpassung an dieselben, wie diese Hinfälligkeit selbst auch wiederum als eine Anpassung an die einmalige Keimeserzeugung zu betrachten ist. Kurz es bleibt nichts übrig, als die oben schon aufgestellte Annahme, dass mit der Differenzirung der ursprünglich gleichartigen Zellen der Polyplastiden in ungleichartige auch die Hinfälligkeit der somatischen Zellen sich ausbildete. Diese aber ist der erste Anfang des natürlichen Todes.

Zuerst mag die Masse der somatischen Zellen die der Fortpflanzungszellen nur wenig übertroffen haben, und solange blieb die ganze Erscheinung wenig augenfällig, die „Leiche“ war eine sehr kleine, in dem

Maasse aber, als die Menge der Körperzellen relativ zunahm, überwog der Körper immer mehr im Gegensatz zu den Keimzellen, und das Absterben desselben erschien dann, wie der Tod der höheren Thiere, nach dem sich der Begriff gebildet hat, als beträfe er das Individuum in seiner Gesamtheit, während doch in Wahrheit auch hier nur die eine Hälfte desselben dem natürlichen Tod verfallen kann, die freilich dann die unsterbliche Hälfte um das Vielfache an Volum übertrifft.

Götte bestreitet, dass der Begriff des Todes nothwendig eine Leiche bedinge. So soll denn auch bei den Orthonectiden der Zellenschlauch, der bei der Entleerung der Keimzellen zurückbleibt und abstirbt keine Leiche sein, da er „ebensowenig wie das isolirte Ektoderm anderer Heteroplastiden den Gesammtorganismus darstellt" (a. a. O. 48). Es mag nun ja der populären Vorstellung durchaus entsprechen, unter einer Leiche den Gesammtorganismus sich vorzustellen, ja bei gewaltsam erfolgtem Tod ist dies wirklich so, weil dann auch sämmtliche Fortpflanzungszellen vom Tode mit betroffen werden; ist man aber einmal zu der Erkenntniss gelangt dass Fortpflanzungs- und somatische Zellen einander gegenübergestellt werden müssen als sterbliche und unsterbliche Hälfte des Metazoën-Organismus, dann wird man auch zugeben, dass vom natürlichen Tod eben nur die erstern, d. h. das Soma ohne die Fortpflanzungszellen getroffen wird. Es ändert daran Nichts, wenn es etwa vorkommen sollte, dass nicht sämmtliche Fortpflanzungszellen vor dem Eintritt des

natürlichen Todes aus dem Körper entfernt werden. Bei Insekten z. B. gelangen wohl nicht immer alle Keimzellen zur Reife, wenn der natürliche Tod eintritt, und sterben dann mit dem Soma. Das thut aber ihrer ursprünglichen Befähigung zur Unsterblichkeit so wenig Eintrag, als es den wissenschaftlich gefassten Begriff der Leiche verändert. Dieser kann sich beim natürlichen Tod nur auf das Soma beziehen, und wenn dabei Fortpflanzungszellen zuweilen mitsterben, so verfallen sie nicht einem natürlichen Tod, der für sie überhaupt nicht existirt, sondern einem accidentellen: der Tod des Soma hat auf sie die Wirkung einer zufälligen Todesursache.

Es scheint mir auch für den wissenschaftlichen Begriff der Leiche ziemlich gleichgültig, ob das abgestorbene Soma als ein Ganzes einige Zeit bestehen bleibt, oder sofort zerfällt, und ich kann auch hierin Götte nicht beistimmen, wenn er den Orthonectiden „die Möglichkeit der Bildung einer Leiche“ (in seinem Sinne) abspricht, weil ihr Tod „in einer Auflösung des morphologischen Bestandes des Organismus“ besteht. Wenn die Rhabditis-Brut der Ascaris nigrovenosa die Eingeweide ihrer Mutter zerwühlt, zum Zerfall bringt und endlich aufsaugt, so zerfällt auch der „Gesammtorganismus“, und es möchte schwer sein anzugeben, wann hier eine Leiche im populären Sinn des Wortes vorliegt; im wissenschaftlichen Sinne aber ist eine vorhanden, das reale Soma des Thieres stirbt ab und dies allein kann als Leiche bezeichnet werden. Dass es aber nicht überflüssig ist, diesen Begriff wissenschaftlich

zu verwerthen, erhellt am besten daraus, dass der natürliche Tod nur schwer gefasst werden kann, wenn man nicht den Begriff der Leiche hinzunimmt. Es gibt keinen Tod ohne Leiche, mag dieselbe nun gross oder klein, ein Ganzes, oder zerfallender Detritus sein.

Wenn wir aber den Körper der höheren Metazoën mit dem der niedersten vergleichen, so erkennen wir, dass nicht blos die Masse und Verwicklung des Baues sich auf Seite des Soma (Körpers) ungemein gesteigert hat, sondern dass noch ein anderes Moment hinzugekommen ist, welches die Dauer desselben um ein Wesentliches verlängert: der Zellenersatz. Die somatischen Zellen haben — ob alle oder nur die der meisten Gewebe steht noch nicht ganz fest, — die Fähigkeit bekommen sich zu vermehren, nachdem schon der Körper aus dem Keim sich fertig aufgebaut hat; die schon histologisch differenzirten Zellen können sich durch Theilung vermehren und so einen Ersatz schaffen für die im Stoffwechsel fort und fort verbrauchten Zellen. Der Unterschied von jenen ersten und niedersten Metazoën liegt also dann darin, dass dort die somatischen Zellen nur in einer Generation auftreten, deren Verbrauch durch den Stoffwechsel zeitlich mit der Entleerung der Fortpflanzungszellen nahezu zusammenfällt, dass hier dagegen eine Reihe von Generationen somatischer Zellen aufeinander folgt. In dieser Weise habe ich bereits früher die Lebensdauer der Thiere dem Verständniss näher zu bringen gesucht, und die verschiedene Dauer des thierischen Lebens von der verschiedenen Zahl von Zellgenerationen abhängig gedacht,

auf welche der Körper der verschiedenen Arten normirt ist.[1]) Man wird noch die verschiedene Lebensdauer jeder einzelnen Zellgeneration hinzunehmen dürfen, die natürlich das Gesammt-Resultat wesentlich beeinflusst und die erfahrungsgemäss eine verschiedene ist, nicht nur bei den niedersten Metazoën im Vergleich mit den höchsten, sondern auch bei den einzelnen Zellenarten ein und derselben Thierart.

Durch welche Aenderungen in der physischen Constitution des Protoplasmas jene Aenderungen vor sich gehen in der Dauerfähigkeit der einzelnen Zelle und in ihrer Normirung auf eine grössere oder geringere Zahl von Tochtergenerationen, das ist eine Frage, die für jetzt ganz bei Seite bleiben muss. Ich würde dies als selbstverständlich auch gar nicht erwähnen, wenn nicht jeder Versuch, um einen Schritt tiefer in die allgemeinen Erscheinungen des Lebens einzudringen, stets wieder dem Einwurf begegnete, dass dieser Schritt keinen Werth habe, da man ja doch so Vieles noch unverstanden lassen müsse. Wenn man mit der Klarlegung der hier besprochenen Beziehungen hätte warten wollen, bis man die Molekülerstruktur der Zelle, ihre Veränderungen und Folgen übersieht, so würde man wahrscheinlich niemals weder zu dem Einen, noch zu dem Andern gelangt sein, denn nur schrittweise ist ein Eindringen in die verwickelten Vorgänge des Lebens möglich, und nur indem von allen Seiten her die Angriffe aufgenommen werden, kann es gelingen,

[1]) „Dauer des Lebens“ p. 27.

auch dereinst an die Enträthselung der tieferen Grundlagen des Lebens zu gelangen.

Es scheint mir desshalb immerhin schon ein Fortschritt, wenn wir annehmen dürfen, dass die Dauer des Lebens an die Zahl von Generationen somatischer Zellen gebunden ist, welche sich im Laufe des Einzellebens folgen können, und dass diese Zahl ebenso wie die Dauer der einzelnen Zellgeneration schon in der Keimzelle gegeben ist. Diese Anschauung scheint mir auch insoweit sicher zu stehen, als wir ja sehen, dass in der That die Dauer der einzelnen Zellgeneration und die Zahl derselben sich von den niedersten bis zu den höchsten Metazoën hin thatsächlich erheblich vergrössert hat.

Ich habe früher schon[1]) zu zeigen versucht, wie genau die Dauer des Lebens den Lebensbedingungen angepasst ist, wie sie verlängert und verkürzt wurde im Laufe der Artenbildung je nach den Lebensbedingungen der Art, kurz wie sie durchaus als eine Anpassung an die Bedingungen des Lebens erscheint; es bleiben mir aber noch einige Punkte zu besprechen, die damals nicht berührt wurden und die geeignet sind, gerade auf die Einrichtung des natürlichen Todes und die Formen, unter denen er auftritt, einiges Licht zu werfen.

Ich habe oben die beschränkte Dauer der Körperzellen bei niedersten Metazoën (Orthonectiden) als Anpassungserscheinung aufgefasst und von einem

---

[1]) „Dauer des Lebens", p. 17 u. f.

Selectionsprocess hergeleitet, zugleich auch darauf hingewiesen, dass an und für sich ein ewig lebender Metazoën-Organismus denkbar gewesen wäre. So gut die Monoplastiden sich fort und fort durch Theilung vermehren, so gut hätten es ihre späteren Nachkommen auch dann thun können, als Arbeitstheilung den Gegensatz von Keimzellen und somatischen Zellen hervorgerufen hatte. So gut die Homoplastiden-Zellen fort und fort ihres Gleichen erzeugen konnten, müsste dies auch bei den beiden Arten von Heteroplastiden-Zellen möglich gewesen sein — soweit es einfach nur von der Fähigkeit unbegrenzten Fortpflanzungsvermögens abhängt.

Allein die Existenzfähigkeit organischer Arten hängt eben nicht blos von den in ihnen liegenden Fähigkeiten ab, sondern zugleich von ihren Beziehungen zur Aussenwelt, und darin liegt die Nothwendigkeit dessen, was wir Anpassung nennen. So ist es in diesem Fall eben nicht denkbar, dass eine homogene oder heterogene Zellen-Colonie vom physiologischen Werthe eines vielzelligen Individuums unbegrenzt anwüchse durch fortgesetzte Vermehrung ihrer Zellen, so wenig als es denkbar wäre, dass ein einzelliges Wesen unbegrenzt zunähme. In dem letzteren Falle setzte ein Theilungsprocess dem Wachsthum seine Grenze, in dem ersteren aber mussten die Ernährungs-, Athmungs-, Bewegungs-Erfordernisse der als Individuum höherer Ordnung zusammengefassten Zellen-Colonie eine ebenso bestimmte Grenze des Wachsthums vorschreiben, wie dem einzelnen Monoplastid, und es hindert Nichts, uns diese

Normirungen durch einen Selectionsprocess geregelt zu denken. Erst damit aber, dass die Zellen-Zahl innerhalb enger Grenzen bestimmt wurde, konnten sich die Beziehungen der Einzelzellen der Colonie zu einander fest gestalten. Bei Homoplastiden nach Art der Magosphæra ordneten sie sich in statu nascenti in bestimmter Weise zu einer Kugel, verbunden durch eine gemeinsame Gallerte; was aber noch wichtiger ist: die Fortpflanzung durch Theilung erfolgte nun nicht mehr nach dem einfachen Rhythmus der einzelligen Wesen fort und fort in der gleichen Weise, sondern es stellte sich ein Rhythmus höherer Ordnung ein, derart, dass jede der Zellen, welche die Colonie zusammensetzte, wenn sie eine bestimmte Grösse erreicht hatte, sich von den übrigen trennte und nun in rascher Folge eine bestimmte Anzahl von Theilungen durchmachte, welche sie in eine neue junge Zellcolonie umwandelte. Die Anzahl der Theilungen richtete sich nach der Anzahl der Zellen, auf welche die Colonie normirt war, und mag vielleicht mit einer sehr niederen Ziffer begonnen haben. Mit Einführung dieses zweiten höheren Rhythmus der Fortpflanzung war der erste Polyplastiden-Keim gegeben, denn nun war nicht mehr, wie früher bei den Einzelligen jede Theilung der andern gleichwerthig, sondern bei einer zehnzelligen Colonie unterschied sich die erste Theilung von der zweiten, dritten bis zehnten nicht nur durch die Grösse der Theilproducte, sondern auch durch die Entfernung vom Ende der Theilungsperiode, die wir nun als Furchungsprocess bezeichnen können.

Es scheint mir dabei ganz nebensächlich, ob der erste Furchungsprocess frei im Wasser, oder innerhalb einer Cyste vor sich ging, wenn ich auch zugebe, dass möglicherweise schon früh das Bedürfniss hervortrat, solche in Furchung begriffene Keime vor äusserer Gefährdung durch eine schützende Hülle zu sichern.

Was aber den Begriff des „Keimes" selbst angeht, so wird man ihn im Sinne Götte's nicht annehmen können, und es fragt sich, wie man ihn sonst fassen will. Mir scheint es dem Wortsinn am meisten zu entsprechen, wenn man unter Keim ganz allgemein jede Zelle, Cytode oder Gruppe von Zellen versteht, welche noch nicht den Bau des fertigen Individuums der Art besitzt, wohl aber die Fähigkeit, sich unter gewissen Bedingungen zu einem solchen zu entwickeln. Der Schwerpunkt liegt hier auf dem Begriff der Entwicklung, welcher dem einfachen Wachsthum ohne Umgestaltung der Form gegenüber gestellt ist; eine Zelle, welche blos durch Wachsthum zum reifen Individuum wird, ist kein Keim, sondern eben schon ein Individuum, nur ein kleineres. So z. B. ist ein aus mehrfacher Theilung hervorgegangenes, eingekapseltes Sonnenthierchen kein Keim in diesem Sinn, sondern es ist bereits ein mit allen charakteristischen Merkmalen der Art versehenes Individuum und hat nur eingezogene Theile (die Pseudopodien) wieder zu entfalten oder ausgepresstes Wasser wieder aufzunehmen (Vacuolenbildung), um zum freien Leben wieder befähigt zu sein. Wenn nun aber auch Keime in diesem Sinne des Wortes gewiss nicht ausschliesslich blos den

Polyplastiden zukommen, sondern sich auch bei manchen Monoplastiden vorfinden, so scheint mir doch ein bedeutungsvoller und tiefgreifender Unterschied zwischen den Keimen beider Gruppen zu bestehen. Er liegt nicht sowohl in der morphologischen als in der entwicklungsgeschichtlichen Bedeutung des betreffenden Gebildes. Soweit ich die Thatsachen überblicke, sind die Keime der Monoplastiden durchweg secundären Ursprungs, sie sind niemals die phyletische Wurzel der betreffenden Art. So ist z. B. die Sporenbildung, wie sie bei Gregarinen vorkommt, offenbar hervorgegangen aus einer allmälig gesteigerten und auf den encystirten Zustand concentrirten Theilung des Thieres, veranlasst durch das Bedürfniss einer massenhaften Vermehrung dieser parasitisch lebenden und vielen ungünstigen Zufällen preisgegebenen Wesen. Wären die Gregarinen für freies Leben organisirt, so würden sie eine derartige Fortpflanzung nicht bedürfen, und das encystirte Thier würde sich vielleicht nur in acht, vier oder zwei Theile spalten, oder wie viele Infusorien sich gar nicht theilen [1]), so dass die

[1]) Anmerkung. Für alle diese Annahmen finden sich thatsächliche Belege bei den Infusorien. Das encystirte Colpoda Cucullus Ehrbg. theilt sich in zwei, vier, acht oder 16 Sprösslinge, Otostoma Carteri in 2, 4 oder 8. Tillina magna Gruber in 4 oder 5, Lagynus sp. Gruber in 2, Amphileptus meleagris Ehrbg. in 2 oder 4, und bei den beiden letzten Arten, wie noch bei manchen andern findet nicht selten auch keine Vermehrung innerhalb der Cyste statt. Während aber bei frei lebenden Infusorien eine noch weiter gehende Vermehrung innerhalb der Cyste

ganze Fortpflanzung dann rein nur auf der Zweitheilung im freien Zustand beruhte.

Die ursprüngliche Art der Fortpflanzung ist bei den Monoplastiden ohne Zweifel die Zweitheilung gewesen, diese verband sich dann mit der ursprünglich ohne Vermehrung verlaufenden Encystirung, und erst, indem die Theilung sich innerhalb der Cyste mehrfach, zuletzt vielfach wiederholte, entstanden so kleine Plastiden, dass ein wirklicher Entwicklungsprocess nöthig wurde, um sie wieder zum fertigen Thier auszugestalten. Damit haben wir dann den allgemeinen Begriff des Keims, wie er eben definirt wurde, dessen Grenzen natürlich keine scharfen sein können, da man einen absoluten Unterschied zwischen blossem Wachsthum und wirklicher, mit Form- und Bauveränderungen verbundener Entwicklung nicht machen kann. Die vielen Plastiden, in welche z. B. die Häckel'sche Protomyxa aurantiaca innerhalb ihrer Cyste zerfällt, kann man wohl als Keime bezeichnen, allein die Formveränderungen, die sie bis zur jungen Protomyxa durchmachen, sind gering und beruhen wohl zum grössten Theil auf der allmäligen Ausbreitung des vorher in der Kapsel birnförmig zusammengedrückten Körpers. Man müsste also genauer hier nur von einfachem Auswachsen der Theilungsprodukte des Mutterthiers sprechen und

nicht vorkommt, beweist uns der interessante Fall des Ichthyophthirius multifiliis, Fouquet, dass parasitische Lebensweise auch bei dieser Klasse eine ungemein gesteigerte Vermehrung hervorrufen kann, indem hier das eingekapselte Thier sich in mindestens 1000 Sprösslinge theilt.

diese selbst nicht als „Keime", sondern schon als junge Protomyxen bezeichnen. Bei der Gregarina gigantea, deren Entwicklung E. van Beneden beschrieb, ist dagegen das aus dem Keim (der „Spore") auskriechende junge Thier wesentlich verschieden von einer Gregarine und macht eine Reihe von Entwicklungsstadien durch, welche erst allmälig zu dieser so charakteristischen Form hinführen.

Hier liegt also eine Entwicklung vor.[1]) Diese Art der Keimbildung und Entwicklung kommt aber, wenn nicht ausschliesslich, so doch vorwiegend bei schmarotzenden Monoplastiden vor, und schon allein dieser Umstand deutet auf ihre secundäre Entstehung hin. Jedenfalls unterscheidet sich diese ontogenetische Entwicklung von der der Polyplastiden von Grund aus dadurch, dass sie nicht auf die phyletischen Anfangszustände der Art zurückgeht, sondern umgekehrt uns Zustände vorführt, die erst mit der phyletischen Entwicklung dieser

---

[1]) Anmerkung. Eine Entwicklung liegt auch bei dem oben erwähnten Ichthyophthirius vor. Während bei den übrigen Infusorien die Theil-Sprösslinge des encystirten Thiers diesem völlig ähnlich sind, unterscheiden sie sich hier von diesem durch andere Gestalt, Abwesenheit des Saugmunds, ja sogar anfänglich durch provisorische Haftfäden. Sie können deshalb mit Recht als Keime bezeichnet werden und bilden einen interessanten Beleg zu der phyletischen Entstehung der Keime bei niedern Flagellaten und bei Gregarinen. Vergl. Fouquet, „Arch. Zool. expérimentale" Tom V, p. 159, 1876.

specifischen Formen ins Leben traten. Erst als die Gregarinen entstanden, bildeten sich die Psorospermien, und die amöbenartigen Jungen, welche aus ihnen hervorschlüpfen, dürfen keineswegs als die Urformen der Gregárinen aufgefasst werden, möchten jene auch selbst so ausgesehen haben, sondern als coenogenetische Formen, entstanden aus der Nothwendigkeit, massenhafte und desshalb sehr kleine Keime hervorzubringen, auf deren geringer Substanzmenge, vielleicht aber auch noch auf andern Motiven, wie Wirthswechsel, Wechsel des Mediums u. s. w., die Nothwendigkeit einer wirklichen Entwicklung beruhte. Daraus ergibt sich somit, dass das biogenetische Grundgesetz keine Anwendung findet auf die Monoplastiden und zwar desshalb, weil sie entweder überhaupt keine eigentliche Ontogenese besitzen, sondern nur Wachsthum, oder aber nur eine coenogenetische Ontogenese.[1])

---

[1]) Anmerkung. Bütschli hat schon vor geraumer Zeit die allgemeine Gültigkeit des biogenetischen Grundgesetzes bei den Protozoën angezweifelt (vergleiche: „Ueber die Entstehung des Schwärmsprösslings der Podophrya quadripartita", Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw. B. X, p. 19, Anmerkung); später äusserte Gruber ähnliche Ansichten, indem er den Protozoën eine „Entwicklung" überhaupt absprach und nur ein Wachsthum zuerkannte („Dimorpha mutans", Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXXVII p. 445), ein Satz, der, wie aus dem Obigen hervorgeht, etwas eingeschränkt werden muss, dahin, dass zwar eine Entwicklung vorkommen kann, aber nur eine coenogenetische, keine palingenetische.

Man ist vielleicht geneigt, diesen Satz dahin einzuschränken, dass doch die Möglichkeit zuzugeben wäre, es könne auch hier gelegentlich einmal eine Ontogenese vorkommen, deren Stadien den phyletischen Stadien der Artentwicklung der Hauptsache nach entsprächen, dass aber die Wiederholung der Phylogenese in der Ontogenese hier immer nur als seltene Ausnahme, nicht als Princip vorkomme.

Genauere Ueberlegung ergiebt indessen, dass das Vorkommen solcher Ausnahmen zu den grössten Unwahrscheinlichkeiten gehört. Damit eine solche Ontogenese zu Stande käme, müsste es sich so fügen, dass z. B. ein niederstes Monoplastid, z. B. ein Moner sich gerade zufällig unter solchen äusseren Bedingungen zu einer höheren Form, etwa einem mit Mund, Augenfleck und differenzirter Rindenschicht versehenem Geisselinfusorium entwickelt hätte, dass es vortheilhaft für seine Art-Existenz gewesen wäre, sich nicht wie bisher durch einfache Theilung fortzupflanzen, sondern die vorher etwa schon eingeführte periodische Cystenbildung mit zahlreichen Theilungen innerhalb der Cyste, und mit Bildung von Keimen zu verbinden, deren Kleinheit es entweder nicht erlaubte, dass die jungen Sprösslinge sofort wieder Geisselinfusorien wurden (?), oder die es doch vortheilhaft erscheinen liess, dass sie zunächst als Moneren sich bewegten, ernährten und erst allmälig die complicirtere Structur annahmen. Mit andern Worten: die phyletische Entwicklung müsste genau gleichen Schritt gehalten haben mit der Einführung einer ihr entsprechenden Ontogenese als Anpassung

an die grade obwaltenden Existenzbedingungen, also nicht etwa aus innern Gründen! Da nun auch die Transmutation der Art selbst auf diesen Existenzbedingungen beruht, so würden dieselben grade derart gewesen sein müssen, dass sie gleichzeitig die Umwandlung der Stammform im Endstadium der Ontogenese und die Beibehaltung derselben als Anfangsstadium durch Einschiebung von Keimen und einer wirklichen Entwicklung bewirkt hätten. Dies wird sich aber kaum jemals so getroffen haben. So würde man dem gewählten Beispiel sofort entgegen halten können, dass die postulirte Bildung massenhafter Keime bei freilebenden Monoplastiden nicht vorkommt, die parasitischen aber alle weit jüngere phyletische Formen sein müssen, da doch erst ihre Wirthe, niedere oder höhere Metazoën, entstanden sein mussten, ehe sie in dieselben einwandern und sich den Bedingungen parasitischen Lebens anpassen konnten; zu dieser Zeit waren aber die Geissel-Infusorien schon entstanden. Noch viel weniger wahrscheinlich wird aber die Beibehaltung oder vielmehr die Hereinziehung der Vorfahren-Formen in den Cyclus einer Ontogenese, wenn es sich nicht blos um zwei Stadien — wie vorhin angenommen wurde — handelt, sondern um eine ganze Reihe. Denn sobald die Fortpflanzung nur auf einfacher Theilung des fertigen Thieres beruht, so liegt, wie mir scheint, nicht nur kein Grund vor, weshalb dann die früheren phyletischen Stadien immer wieder recapitulirt werden sollten, sondern eine solche Recapitulation

ist einfach unmöglich. Es ist deshalb nicht zulässig, aus dem abweichenden Jugendstadium eines Monoplastids, z. B. einer Acinete, den Schluss zu ziehen, dass dieses dem phyletischen Jugendstadium entsprechen müsse.

Man nehme z. B. an, die Acineten seien aus Ciliaten entstanden, so wird diese Umwandlung im Laufe fortgesetzter Theilungen des Stamm-Ciliats vor sich gegangen sein müssen, theils verbunden mit Encystirung, theils und zwar grösstentheils ohne solche. Zählen wir nach Myriaden von Generationen, so wird vielleicht die erste Myriade nur Saugfüsschen getrieben, die zweite Myriade allmälig auch zur sitzenden Lebensweise gekommen sein, aber während dieser ganzen langen Reihe von Generationen wird immer jede Generation der vorhergegangenen beinahe vollständig geglichen haben und wird immer sofort aus vollständigen, die Species-Charaktere an sich tragenden Individuen bestanden haben.

Dies schliesst nicht aus, dass sich etwa mit der Annahme sitzender Lebensweise auch das Bedürfniss eingestellt haben könnte, zu irgend einer Zeit des Lebens beweglich zu sein und andere Nahrungs- und Wohnplätze aufsuchen zu können. Wenn aber dann statt einfacher Theilung schwärmende Knospensprösslinge gebildet wurden, so beruhte dies nicht auf einer Beibehaltung von Vorfahren-Formen im Cyclus der Ontogenese, sondern auf Einschiebung eines ganz neuen ontogenetischen Stadiums, das zufällig im Besitze von Wimpern u. s. w. mit dem Bau der Vorfahren zusammentraf.

Ich glaube damit hinreichend den obigen Satz motivirt zu haben, dass bei den Einzelligen eine Wiederholung der Phylogenese in der Ontogenese principiell nicht vorkommt, noch vorkommen kann.

Bei den Polyplastiden verhält es sich grade umgekehrt. Hier gibt es, soviel wir wissen, keine Art, welche nicht immer wieder, sei es mit jedem neuen Individuum, sei es in grösseren, mehrere oder viele Individuen umfassenden Perioden wieder zum Monoplastiden-Stadium zurückkehrte. Dies beginnt bei den niedersten Polypsastiden-Formen, der Magosphæra, den Orthonectiden, und geht hinauf bis zu den höchsten, und bei Letzteren sind immer auch eine ganze Anzahl der phyletischen Zwischenstadien erhalten, mögen auch noch so viele durch Zusammenziehung der Ontogenese ausgefallen oder andere eingeschoben worden sein.

Fragen wir aber nach dem „Warum" dieser durchgreifenden Einrichtung, so gibt es dafür nur eine, sehr nahe liegende Erklärung; diese ist: die geschlechtliche Fortpflanzung. Wenn wir auch ihre Nothwendigkeit mehr ahnen, als wirklich erkennen, so müssen wir sie doch unbedingt zugeben, weil diese Form der Fortpflanzung überall durchgeht, in keiner Thiergruppe fehlt, und bei den wenigen Arten, bei welchen sie durch Parthenogenese ersetzt ist, entweder nur local d. h. auf diesem oder jenem Wohngebiet (Apus) fehlt, oder überhaupt nur scheinbar, oder aber, falls sie wirklich fehlt (Chermes, Limnadia Hermanni), doch unzweifelhaft früher vorhanden war, ohne dass wir jetzt schon ermessen könnten, ob ihr Erlöschen nicht auch Degene-

ration und Erlöschen der betreffenden Art dereinst nach sich ziehen wird.

Wenn aber das Wesen der geschlechtlichen Fortpflanzung auf der Conjugation zweier gleichwerthiger, aber ungleichartiger, d. h. individuell verschiedener morphologischer Elemente beruht, so lässt sich verstehen, dass vielzellige Wesen eine geschlechtliche Fortpflanzung nur dann haben können, wenn bei ihnen einzellige Entwicklungs-Zustände vorkommen, denn eine Verschmelzung vielzelliger Organismen in ihrer Totalität in der Weise, dass immer die gleichwerthigen Zellen zusammenträfen, scheint unausführbar. So liegt denn in der Nothwendigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzung zugleich auch die Nöthigung immer wieder zum Ausgangspunkt der Polyplastiden, zur einfachen Zelle zurückzukehren, und allein darauf beruht das biogenetische Grundgesetz. Dieses Gesetz ist somit einzuschränken auf die Polyplastiden, bei den Monoplastiden hat es keine Gültigkeit, und die Andeutungen Götte's, dass auch die Letzteren in der als „Verjüngung" gedeuteten Encystirung stets zum „Urzustand der Organismen" zurücksinken müssten, erhalten auch von dieser Seite her keine Stütze.

Ich habe seiner Zeit[1]) die Zweckmässigkeit des Todes in letzter Instanz darauf zurückgeführt, dass ewige Dauer des Metazoën-Körpers ein „unnützer Luxus" sein würde, weil die Individuen sich im Laufe der

---

[1]) „Dauer des Lebens", p. 31.

Zeit nothwendig abnutzen und damit „werthlos, ja sogar schädlich für die Art würden, indem sie Besseren den Platz wegnehmen". Ich hätte auch sagen können, dass solche beschädigte Individuen schliesslich doch früher oder später einem accidentellen Tode zum Opfer fallen, und von wirklicher Unsterblichkeit keine Rede sein könnte. Es bleibt mir noch übrig, diese Ansicht etwas genauer zu erläutern und auf einen oben schon berührten Punkt nochmals zurückzukommen.

Dass dies nicht das Motiv sein kann, das im Speciellen die Selectionsprocesse leitete, welche die Unsterblichkeit der Monoplastiden in die beschränkte Lebensdauer der Heteroplastiden verwandelten, oder richtiger, welche die Fähigkeit ewiger Dauer bei Letzteren auf die Propagationszellen beschränkte, liegt auf der Hand. An und für sich, theoretisch, liesse sich ja ein Selectionsprocess wohl ausdenken, in welchem sterbliche und unsterbliche Metazoën-Individuen der gleichen Art miteinander kämpften, und der Sieg denjenigen mit beschränkter Lebensdauer zufiele, weil die unsterblichen je länger sie lebten, um so defecter werden, und um so wenigere und schwächlichere Nachkommen erzeugen müssten. Es wird aber Niemand einfallen, eine so plumpe Vorstellung des Selectionsprocesses zu befürworten. Dennoch aber kommt — wie mir scheint — das hierbei in den Vordergrund gestellte Princip mit in Betracht, ja spielt eine ganz wesentliche Rolle bei Fixirung der Lebensdauer der Metazoën, nur ist seine Wirkung mehr negativer, als positiver Natur.

Wenn die ersten Heteroplastiden schon die Un-

sterblichkeit ihrer somatischen Zellen aufgaben, so liegt in diesem Verzicht doch Nichts, was die Wiederaufnahme derselben hätte verhindern können. So gut bei der Differenzirung der ersten somatischen Zellen bei niedersten Heteroplastiden die Dauer derselben auf eine einzige Generation normirt werden konnte, so gut musste es möglich sein, dieselbe später, wenn es von Nutzen wurde, auf zwei, drei, auf zahlreiche Generationen wieder zu verlängern, und wenn meine Anschauung von der Lebensdauer der Metazoën begründet ist, so sehen wir sie in der That bei den höheren Metazoën wieder zunehmen, ungefähr in dem Maass, in welchem die Lebensdauer zunimmt. Wir haben nun durchaus keinen Grund zu der Annahme, dass es nicht möglich sein sollte, die Generationszahl wieder auf unendlich zu normiren, wie es bei den Fortpflanzungszellen der Fall ist, dagegen aber können wir sehr wohl einsehen, dass einer solchen Normirung stets jenes Nützlichkeits-Motiv entgegengestanden wäre, welches oben bezeichnet wurde: krüppelhafte Individuen hervorzubringen lag zu keiner Zeit im Interesse einer Art, und so konnte auch die ewige Dauer der Individuen bei den Metazoën nie wieder eingeführt werden. Insofern also liegt allerdings der beschränkten Lebensdauer der Metazoën die Werthlosigkeit oder selbst Schädlichkeit der auf ewige Dauer berechneten, aber trotzdem abnutzbaren Individuen ganz allgemein zu Grunde; sie war die Ursache, dass die an und für sich mögliche Unsterblichkeit niemals wieder eingeführt wurde, sie lag der Herrschaft des Todes zu Grunde, ohne aber

dessen erste Einzelursache gewesen sein zu müssen; die Hinfälligkeit und Verletzbarkeit des Soma war der Grund, dass von der Natur keine Anstrengungen gemacht wurden, diese Hälfte des Individuums mit unbegrenzter Lebensdauer auszurüsten.

Götte hält die Fortpflanzung für todbedingend, und in gewissem, ja in mehrfachem Sinne kann sie dies wirklich sein, wenn auch nicht in dem allgemeinen Sinn, in welchem es Götte meint.

Ich suchte oben zu zeigen, dass es für die Erhaltung der Art bei den niedersten Metazoën-Formen sich beinahe von selbst als das Nützlichste ergab, dass ihr Körper auf eine relativ geringe Zahl von Zellen normirt und so eingerichtet wurde, dass alle Keimzellen gleichzeitig reiften und entleert wurden. Es ergab sich daraus dann die Nutzlosigkeit eines Weiterlebens der somatischen Zellen, somit also die Normirung der Lebensdauer derselben auf die Zeit bis zur Ausstossung der Keimzellen. So fielen also Tod (des Soma) und Fortpflanzung zusammen.

Dieses Verhältniss ist nun in einer überaus grossen Zahl von Thierarten höheren Baues beibehalten worden. Nicht immer zwar blieb es bei der einmaligen Reifung von Keimzellen; je grösser und je höher organisirt das Soma wurde, je mehr dasselbe äusseren Gefahren Widerstand leisten, also auch eine längere wirkliche Lebensdauer durchschnittlich erreichen konnte, um so vortheilhafter musste es auch sein, nicht nur die Anzahl der Keimzellen zu vermehren, sondern auch die Zeit

ihrer Bildung zu verlängern; so entstand eine Verlängerung der Fortpflanzungszeit, zuerst continuirlich, dann mit Perioden. Es liegt hier nicht in meiner Absicht, im Einzelnen darzulegen, von welchen Umständen diese Verlängerung abhängig zu denken ist, ich möchte vielmehr nur betonen, dass mit der Verlängerung der Fortpflanzung auch eine Verlängerung des Lebens verbunden war, dass aber zunächst noch kein Grund vorlag, das Leben über die Fortpflanzungszeit hinaus zu verlängern, so dass also auch jetzt noch Ende der Fortpflanzungszeit und Tod nahe zusammen fallen mussten.

Eine weitere Verlängerung des Lebens konnte erst dann eintreten, wenn Brutpflege hinzutrat, deren niederste Formen wir bei solchen Thieren finden, die ihre Keimzellen nicht entleeren, wenn sie die Reife erlangt haben, sondern in sich behalten, so dass sie unter dem Schutz des mütterlichen Organismus die ersten Entwicklungsstadien durchlaufen können. Damit verbindet sich dann bisweilen das Bedürfniss der Keime, einen bestimmten Ort zu erreichen, der allein ihre fernere Entwicklung sichert. So lebt das Bandwurmglied so lange bis es die Embryonen an Stellen gebracht hat, die denselben eine Möglichkeit bieten, in den Magen eines geeigneten Wirthes passiv versetzt zu werden. Erheblich aber verlängert sich die Lebensdauer erst da, wo wirkliche Brutpflege hinzukommt, und diese Verlängerung geht im Allgemeinen genau parallel der Zeit, welche die Sorge für die Brut in Anspruch nimmt. Grade in Bezug auf diesen Punkt

fehlt es zwar noch sehr an methodisch angestellten Beobachtungen, aber die Thatsache im Allgemeinen kann dennoch nicht zweifelhaft sein. Insekten, deren Fürsorge für ihre Brut mit der passenden Ablage der Eier beendet ist, leben auch nicht länger, als bis zu diesem Moment, und die Dauer ihres Imago-Lebens richtet sich dann danach, ob sie alle Eier auf einmal ablegen, oder ob dieselben periodisch reifen. Insekten dagegen, welche ihre Brut füttern, wie Bienen und Ameisen, haben eine auf Jahre ausgedehnte Dauer des Lebens.

Aber auch die Verlängerung der Fortpflanzung allein kann dieselbe bedeutende Verlängerung des Lebens mit sich bringen, wie die Bienenkönigin beweist. In allen diesen Fällen ist es leicht, sich die Selectionsprocesse vorzustellen, durch welche die Verschiebung der Lebensdauer zu Stande kam, ja man würde sie genau nachrechnen können, wären die dazu nöthigen Daten bekannt: die physiologischen Kräfte des Körpers und die Beziehungen zur Aussenwelt; also z. B. der auf bestimmte Zeit entfallende Nahrungserwerb und der Kraftaufwand, der zu seiner Herbeischaffung erforderlich, ferner die Vernichtungsziffer, d. h. die Höhe der Wahrscheinlichkeit für das einzelne Individuum, in einer gewissen Zeiteinheit einem accidentellen Tod zu verfallen; und zwar müsste diese Vernichtungsziffer sowohl für den Imago-Zustand, als für die abgelegten Eier und das Larvenstadium bekannt sein, denn je niedriger sie bei der Imago, je höher sie bei den Eiern und Larven ist, um so mehr wird es ceteris aribus vortheilhaft sein, wenn die Zahl der Eier, welche

die Imago liefert, vermehrt wird, wenn also eine lange andauerde Eiproduction d. h. eine Verlängerung des Imago-Lebens eingeführt wird. Allein von einer wirklichen Anwendung der Mathematik auf die Erscheinungen des Lebens sind wir auch hier noch weit entfernt, der Faktoren sind zu viele, und der Versuch ihrer exacten Bestimmung hat noch nicht einmal begonnen.

Im Princip aber wird man zugeben dürfen, dass eine Verlängerung und auch eine Verkürzung der Lebensdauer durch Selectionsprocesse möglich ist, und dass sie allein ein Verständniss der genauen Anpassung der Lebensdauer an die Lebensbedingungen ermöglicht.

Dass auch Verkürzungen der normalen Lebensdauer vorkommen, zeigen jene Fälle plötzlichen Todes nach einmaliger reichlicher Eiablage, wie sie bei Insekten vorkommen, deren nächsten Verwandten eine über mehrere Tage ausgedehnte Eiablage und also auch ein ebenso langes Imago-Leben besitzen; Beispiele derart lassen sich bei Ephemeriden und Schmetterlingen leicht beibringen, und ich habe deren früher einige[1]) zusammengestellt. Der Windenschwärmer fliegt wochenlang umher, um seine Eier einzeln, bald hier und bald dort abzulegen, und stirbt vermuthlich wie seine Verwandten, der Pappel- und Lindenschwärmer erst, wenn die Eier alle abgelegt sind, die er überhaupt vermöge seines Ernährungs-Zustandes zur Reife bringen kann; auch Tagfalter fliegen oft mehrere Wochen lang eierlegend umher, viele Spinner aber wie die Saturniden

[1]) „Dauer des Lebens“, p. 90.

und Gastropacha-Arten legen ihre Eier alle kurz hintereinander ab und sterben dann, und bei den Psychiden mit parthenogenetischer Fortpflanzung geschieht die Ausstossung der Eier unmittelbar nach dem Ausschlüpfen aus der Puppe, und der Tod folgt sofort nach, so dass das ganze Imago-Leben nur ein paar Stunden währt. Es wird Niemand einfallen, diese Kürze der Lebensdauer für die ursprüngliche Einrichtung bei den Schmetterlingen zu halten, so wenig als die Flügellosigkeit dieser weiblichen Psychiden; die Verkürzung der Lebensdauer liegt hier also klar vor.

Hat man nun aber das Recht, hier von einer lethalen Wirkung der Fortpflanzung zu reden? Gewiss wird man sagen dürfen, jene Insekten sterben an Erschöpfung, ihre Lebenskräfte sind mit dieser letzten Anstrengung der Eiablage, bei Männchen der Begattung, verbraucht. Die nächste Ursache des Todes ist in der That die Fortpflanzung, die fernere und tiefere aber ist die Normirung der Lebenskräfte auf die Dauer und die Leistungen der Fortpflanzungsperiode. Dass dem so ist, zeigen am besten jene Spinnerweibchen, welche wie die Saturnien keine Nahrung im Imago-Zustand zu sich nehmen. Sie besitzen noch Mund und einen vollständigen Darm, aber keinen Rüssel mehr und sie nehmen weder einen Tropfen Wasser, noch irgend welche Nahrung zu sich; in schlafähnlichem Zustand verharren sie Tage, ja Wochen lang, bis die Begattung erfolgt ist, dann legen sie die Eier ab und sterben. Gewiss würde die Gewohnheit, nach Art der Schwärmer und Tagfalter Honig aus den Blüthen zu

saugen, nicht in Wegfall gekommen sein, wenn nicht der Nahrungsvorrath, welcher vom Raupenleben her in Gestalt des Fettkörpers dem Schmetterling mitgegeben werden konnte, gerade genügt hätte, um das Leben bis zu vollendeter Eiablage zu erhalten. Der Verzicht auf Nahrungsaufnahme ist ein Beweis dafür, dass eine Dauer des Lebens über die Fortpflanzung hinaus hier nicht im Interesse der Arterhaltung lag.

Dass aber der Tod nicht nothwendig als Folge der Fortpflanzung aufzutreten braucht, beweist die bei den höheren Metazoën auftretende Involutions- oder Alters-Periode des Lebens. Ich glaube es nicht gegen mich gerichtet verstehen zu sollen, sondern gegen die bisher herrschende Meinung, wenn Götte hervorhebt, dass „die Involutionserscheinungen nicht als allgemeine Todesursache der Thiere aufgefasst werden können“, da ich ja selbst zuerst es ausgesprochen habe, „dass dem Tode durchaus nicht immer eine Involutions- oder Alters-Periode vorhergeht“ [1]).

Zu einer eingehenden Erforschung der Ursachen, aus welchen diese Periode bei den höheren Metazoën eingeführt wurde, fehlt noch das Material, ja noch das allerroheste, denn wir wissen noch gar nicht, wo im Thierreich sie zuerst auftritt, geschweige, dass wir genauer angeben könnten, um wie viel die fortpflanzungsfähige Zeit von der Lebensdauer überragt wird, und welchen Werth diese letzte Lebensstrecke des Individuums für die Existenz der Art hat.

---

[1]) „Dauer des Lebens“, p. 28.

In dieser Richtung werden wir wohl hauptsächlich die Bedeutung der Altersperiode zu suchen haben, und beim Menschen liesse sich ja auch Manches anführen vom Nutzen, den die längere Fürsorge der Aeltern den Kindern bringt, vielleicht auch von den Vortheilen, welche die Mitwirkung älterer Individuen auf die menschliche Gesellschaft, und damit auf die Steigerung ihrer geistigen Kräfte und mittelbar auf die Erhaltung der Art ausübt. Sobald man aber einen Schritt abwärts thut, nur zu den Affen hinab, so mangeln genaue Thatsachen, denn wir wissen nicht, wie alt Affen werden, noch wann ihre Fortpflanzungsperiode zu Ende ist, und werden es auch nicht sobald erfahren.

Ich breche hier meine Betrachtungen ab, mehr, als ich sie schliesse, denn es liesse sich noch Vieles sagen über die hier berührten Verhältnisse. Immerhin glaube ich einige wichtige Punkte neu beleuchtet zu haben und möchte die Resultate der Untersuchung in die folgenden kurzen Sätze zusammenfassen:

1. Der natürliche Tod kommt allein bei den vielzelligen Wesen vor, die einzelligen besitzen ihn noch nicht; der Encystirungsprocess derselben ist einem Tode in keiner Weise vergleichbar.

2. Der natürliche Tod tritt zuerst auf bei den niedersten Metazoën (Heteroplastiden) durch Normirung sämmtlicher Zellen auf eine Generation und der somatischen oder eigentlichen Körperzellen auf beschränkte Dauer; später erst, bei den höheren Metazoën wurden die somatischen Zellen

auf mehrere, ja viele Generationen normirt und das Leben verlängerte sich dem entsprechend.

3. Diese Normirung ging Hand in Hand mit der Differenzirung der Zellen des Organismus nach dem Princip der Arbeitstheilung in Fortpflanzungs- und in somatische Zellen und kam durch Selectionsprocesse zu Stande.

4. Das biogenetische Grundgesetz gilt nur für die vielzelligen Wesen, auf die einzelligen findet es keine Anwendung; und zwar beruht dies einerseits auf der Fortpflanzung durch Theilung bei den Monoplastiden (Einzelligen), andrerseits auf der durch die geschlechtliche Fortpflanzung bedingten Nothwendigkeit der Beibehaltung eines einzelligen Entwicklungszustandes bei den Polyplastiden (Vielzelligen).

5. Wie der Tod selbst, so beruht auch die kürzere oder längere Dauer des Lebens lediglich auf Anpassung; der Tod beruht nicht auf einer Ureigenschaft der lebenden Substanz, auch ist er nicht mit der Fortpflanzung nothwendig verbunden, oder gar eine nothwendige Folge derselben.

Zum Schluss mag der bisher nur zwischen den Zeilen versteckte Gedanke Ausdruck finden, dass auch umgekehrt die Fortpflanzung nicht erst mit dem Tod eingeführt wurde, dass sie vielmehr in Wahrheit eine Ureigenschaft der lebenden Materie ist, wie das Wachsthum, aus welchem sie hervorging, dass ohne sie Leben so wenig als etwas Dauerndes zu denken ist, als ohne die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme und des Stoffwechsels. Das Leben ist aber ein dauerndes,

nicht ein periodisch unterbrochenes; seitdem dasselbe in niedersten Formen zuerst auf der Erde aufgetreten ist, hat es ohne Unterbrechung fortgedauert, nur seine Formen haben gewechselt, und alle Individuen aller, auch der höchsten Formen, welche heute leben, leiten sich in ununterbrochenem Zusammenhang von jenen niedersten und ersten ab; es besteht eine vollkommene Continuität des Lebens.

Druck von Issleib & Rietzschel in Gera.

Isleib & Rietzschel in Gera.

E. Shipley

Überreicht
Verfass.

Die

Continuität des Keimplasma's

als Grundlage einer

Theorie der Vererbung

von

Dr. August Weismann,
Professor in Freiburg i. B.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1885.

Die
Continuität des Keimplasma's
als Grundlage einer
Theorie der Vererbung

von

Dr. August Weismann,
Professor in Freiburg i. B.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1885.

Vorwort.

Die in der vorliegenden Schrift entwickelten Gedanken wurden zuerst in vergangenem Winter in einer vor Studierenden der hiesigen Universität abgehaltenen Vorlesung ausgesprochen und bald darauf, d. h. im Februar und Anfang März in ihrer jetzigen Form niedergeschrieben. Ich erwähne dies, weil man ohne Kenntniss dieses Umstands vielleicht geneigt sein könnte, mir eine etwas ungleiche Berücksichtigung der neuesten Schriften über verwandte Fragen vorzuwerfen. So erhielt ich die Schrift von Oscar Hertwig „zur Theorie der Vererbung" erst nach dem Niederschreiben meiner Arbeit und ich habe deshalb weniger Bezug auf sie nehmen können, als es sonst wohl geschehen wäre. Auch der Aufsatz von Kölliker über „die Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung" erschien erst nach Vollendung meines Manuscriptes. Die sachliche Behandlung der betreffenden Fragen ist indessen durch diesen Umstand nicht berührt worden, da ich mich in dem wesentlichsten Punkt, der Bedeutung

des Kerns, mit den beiden genannten Forschern in Uebereinstimmung befinde, solche Punkte aber, in denen meine Auffassung nicht mit der ihrigen zusammentrifft, durch Einschaltungen noch zur Sprache gebracht werden konnten.

Freiburg i. B., d. 16. Juni 1885.

Der Verfasser.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Wenn wir sehen, wie bei den höheren Organismen sich die kleinsten Einzelheiten des Baues, der körperlichen und geistigen Anlagen von der einen auf die andere Generation vererben, wenn wir bei allen Thier- und Pflanzenarten die tausenderlei charakteristischen Bauverhältnisse unverändert durch lange Generationsreihen hindurch sich fortsetzen, ja sie in manchen Fällen durch eine ganze geologische Periode hindurch unverändert fortbestehen sehen, so fragen wir wohl mit Recht nach den Ursachen einer so auffallenden Erscheinung, wir fragen, wie Solches möglich ist, wodurch das Individuum im Stande ist, seinen eignen Bau mit solcher Genauigkeit auf die Nachkommen zu übertragen. Und wenn die nächste Antwort darauf lautet: eine Zelle aus den Millionen der verschiedenartigst differenzirten Zellen, welche den Körper zusammensetzen, sondert sich als Fortpflanzungszelle ab, löst sich vom Organismus los und besitzt die Fähigkeit, alle Eigenthümlichkeiten des gesammten Körpers in dem neuen Individuum wieder erstehen zu lassen, das durch Zelltheilung und complicirteste Differenzirung aus ihr hervorwächst, so folgt die präcisere Frage: wie kommt die einzelne Zelle dazu, das Ganze mit „Portrait-Aehnlichkeit" reproduciren zu können?

Die Antwort ist schwer, und manche Versuche, das

Räthsel zu lösen, sind gemacht worden; keine aber hat die Lösung gebracht oder kann auch nur als der Anfang einer Lösung, als die sichere Basis betrachtet werden, auf welcher der Zukunft die vollständige Lösung gelingen muss. Weder Häckel's[1]) Perigenesis der Plastidule, noch Darwin's[2]) Pangenesis kann als eine solche angesehen werden. Die erstere beschäftigt sich eigentlich überhaupt nicht mit dem Theil des Problems, welches hier in den Vordergrund gestellt ist, mit der Erklärung der Thatsache, dass die Vererbungstendenzen sich in einzelnen Zellen zusammenfinden, sondern mehr mit der der Frage, in welcher Form man sich die Uebertragung einer bestimmten Entwicklungsrichtung in die Fortpflanzungszelle und von dieser weiter auf den daraus hervorgehenden Organismus zu denken habe. Ebenso auch His[3]), der die Vererbung mit Häckel als eine Uebertragung bestimmter Bewegungsvorgänge ansieht. Darwin's Hypothese dagegen nimmt allerdings grade das Grundproblem in Angriff, begnügt sich aber damit, eine gewissermassen „provisorische“, d. h. eine rein formale Lösung desselben zu geben, die ausgesprochnermassen gar nicht den Anspruch macht, die wirklichen Vorgänge aufzudecken, vielmehr nur den, alle Erscheinungen der Vererbung von einem Gesichtspunkt zu übersehen. Dieses Ziel hat sie erreicht, und ich glaube, sie hat unbewusst noch mehr geleistet, indem die consequente Durchführung ihres Princips gezeigt hat, dass die wirklichen Ursachen der Vererbung nicht in einer „Keimchen-Bildung“ oder in

[1]) Häckel, „Ueber die Wellenzeugung der Lebenstheilchen etc.“ Berlin 1876.

[2]) Darwin, „Das Variiren der Thiere und Pflanzen etc.“ Bd. II Stuttgart 1873.

[3]) His, „Unsre Körperform etc.“ Leipzig 1875.

irgendwie verwandten Vorgängen liegen können. Die Unwahrscheinlichkeiten, zu welchen jede solche Theorie führen muss, sind so gross, dass wir mit Bestimmtheit sagen können: so kann es nicht sein. Auch der durchdachte und geistreiche Versuch von Brooks[1]), die Pangenesis-Theorie umzugestalten, kann doch auch dem Vorwurf nicht entgehen, dass er mit Möglichkeiten operirt, die man wohl sicher als Unwahrscheinlichkeiten bezeichnen darf. Wenn ich aber auch der Ansicht bin, dass die ganze Grundlage der Pangenesis-Theorie, mag sie wie immer umgestaltet werden, aufgegeben werden muss, so halte ich dennoch ihre Aufstellung für ein Verdienst, für einen jener Umwege, welche die Wissenschaft machen musste, um zur Wahrheit zu gelangen. Sie ist das letzte Aufleuchten jener ältesten Vererbungstheorie des Demokrit, nach welcher der Same von den sämmtlichen Theilen der Körper beider Zeugenden ausgeschieden und belebt wird durch eine körperliche Kraft; nach welcher der Same jedes Körpertheils diesen Theil wiedererzeugt[2]).

Wenn es nun aber nach unsern heutigen physiologischen und morphologischen Vorstellungen undenkbar ist, dass von jeder Zelle des Organismus „Keimchen“ abgegeben werden,

[1]) Brooks, „The law of heridity“. Baltimore 1883.

[2]) Die Galton'schen Transfusions-Versuche an Kaninchen haben inzwischen den förmlichen Beweis geliefert, dass Darwin's Keimchen nicht in Wirklichkeit existiren. Roth meint zwar, dass Darwin ja nie behauptet habe, dass seine „Keimchen die Blutbahn benutzen“, allein es lässt sich einerseits nicht absehen, warum — da sie ja doch fortwährend durch den Körper kreisen sollen — sie die günstige Gelegenheit der Blutbahn nicht benutzen sollten, und andrerseits lässt sich auch nicht einsehen, wie sie es anfangen sollten, um die Blutbahn zu vermeiden. Darwin hat sehr weise gehandelt, wenn er sich auf nähere Einzelheiten über die Bahnen, in welchen seine Keimchen kreisen, gar nicht einliess. Er gab seine Hypothese als ein formales Erklärungsprincip, nicht als ein reales.

die sich zu jeder Zeit überall im Körper finden, sich in den Geschlechtszellen ansammeln, und die nun die Fähigkeit besitzen, in bestimmter Reihenfolge wieder zu den verschiedenen Zellen des Organismus zu werden, so dass jede Geschlechtszelle ein Abbild des elterlichen Körpers zu liefern im Stande ist, so fragt es sich, in welch andrer Weise man eine Grundlage für die Begreiflichkeit der Vererbung schaffen kann. Ich habe es hier nicht mit der ganzen Vererbungsfrage zu thun, sondern immer nur mit der einen, aber fundamentalen Frage: wie kommt eine einzelne Zelle des Körpers dazu, die sämmtlichen Vererbungstendenzen des gesammten Organismus in sich zu vereinigen? Die weitere Frage, durch welche Kräfte, welchen Mechanismus diese Tendenzen beim Aufbau des neuen Organismus zur Entfaltung kommen, lasse ich hier ganz aus dem Spiel. Aus diesem Grunde sehe ich auch zunächst noch ganz von den Ansichten Nägeli's ab, die in letzter Beziehung ohne Zweifel eine hohe Bedeutung beanspruchen können, während sie jene Fundamentalfrage nur leicht berühren, wie später zu zeigen sein wird.

Wenn es nun nicht möglich ist, dass die Keimzelle gewissermassen ein „Extract des ganzen Körpers ist", dass die sämmtlichen Zellen des Organismus Theilchen den Keimzellen zusenden, durch die dieselben ihre Vererbungskraft erlangen, so gibt es, wie mir scheint, überhaupt nur noch zwei physiologisch denkbare Möglichkeiten, wie Keimzellen von solchen Eigenschaften, wie wir sie an ihnen kennen, entstehen könnten; entweder die Substanz der elterlichen Keimzelle besitzt die Fähigkeit einen Kreislauf von Veränderungen durchzumachen, welche durch den Aufbau des neuen Individuums hindurch wieder zu identischen Keimzellen führt, oder die Keimzellen entstehen in

ihrer wesentlichen und bestimmenden Substanz überhaupt nicht aus dem Körper des Individuums, sondern direct aus der elterlichen Keimzelle.

Ich halte die letztere Ansicht für die richtige, habe sie seit einer Reihe von Jahren aufgestellt und in verschiedenen Schriften zu vertheidigen und weiter zu führen versucht; ich möchte sie als die Theorie von der „Continuität des Keimplasmas" bezeichnen, da sie auf der Vorstellung beruht, dass die Vererbung dadurch zu Stande kommt, dass ein Stoff von bestimmter chemischer und besonders molekülarer Beschaffenheit von einer Generation auf die andere sich überträgt. Ich nannte diesen Stoff „Keimplasma", schrieb ihm eine überaus complicirte feinste Structur zu als Ursache seiner Fähigkeit, sich zu einem complicirten Organismus zu entwickeln, und suchte die Vererbung dadurch zu erklären, dass bei jeder Ontogenese ein Theil des specifischen „Keimplasmas", welches die elterliche Eizelle enthält, nicht verbraucht wird beim Aufbau des kindlichen Organismus, sondern unverändert reservirt bleibt für die Bildung der Keimzellen der folgenden Generation.

Es ist klar, dass diese Vorstellung von der Entstehung der Keimzellen die Erscheinung der Vererbung sehr einfach insoweit erklärt, als sie dieselbe auf Wachsthum zurückführt, auf die Grunderscheinung alles Lebens, auf die Assimilation. Sobald die Keimzellen der aufeinander folgenden Generationen in directer unmittelbarer Continuität stehen, also gewissermassen nur verschiedne Stücke derselben Substanz sind, müssen oder können sie auch dieselbe Molekülarstructur besitzen und werden deshalb unter bestimmten Entwicklungsbedingungen auch genau dieselben Stadien durchlaufen, dasselbe Endproduct liefern müssen.

Die Annahme einer Continuität des Keimplasmas, indem sie einen identischen Ausgangspunkt für die aus einander hervorgehenden Generationen hergestellt, erklärt somit, warum aus ihnen allen ein identisches Product hervorgeht, mit andern Worten, sie erklärt die Vererbung bis zu dem Räthsel der Assimilation und der unmittelbar bewirkenden Ursachen der Ontogenese herab, sie schafft also den Boden, von welchem aus die Erklärung dieser Erscheinungen in Angriff genommen werden kann.

Allerdings stellen sich aber dieser Theorie auch Schwierigkeiten in den Weg, insofern sie nämlich nicht im Stande zu sein scheint, einer gewissen Klasse von Erscheinungen gerecht zu werden: der Vererbung der sog. erworbenen Abänderungen. Ich habe deshalb gleich in meiner ersten Schrift über Vererbung [1]) diesen Punkt speciell ins Auge gefasst und glaube wenigstens so viel gezeigt zu haben, dass die bis dahin allgemein angenommene Vererbung „erworbener" Charaktere nichts weniger als erwiesen ist, dass ganze grosse Klassen von Thatsachen, die man so gedeutet hat, ebenso gut anders gedeutet werden können und in vielen Fällen müssen, und dass keine Thatsache — bisher wenigstens — bekannt geworden ist, die in unlöslichem Widerspruch mit der Annahme einer Continuität des Keimplasmas stünde. Ich sehe auch heute noch keinen Grund, von dieser Meinung abzuweichen, und habe keinen Einwurf kennen gelernt, den ich für stichhaltig ansehen müsste.

E. Roth [2]) hat mir entgegengehalten, dass „auf dem Gebiet der Pathologie uns auf Schritt und Tritt die That-

---

1) Weismann, „Ueber die Vererbung". Jena 1883.

2) E. Roth, „Die Thatsachen der Vererbung". 2. Aufl. Berlin 1885. p. 14.

sache entgegentrete, dass erworbene locale Krankheiten als Dispositionen auf die Nachkommen vererbt werden können"; allein alle derartigen Fälle leiden an dem schweren Mangel, dass eben grade der Punkt, auf welchen es in erster Linie ankommt, nicht erweisbar ist — die Annahme nämlich, dass in dem betreffenden Fall wirklich eine „erworbene" Anlage vorliegt. Es ist zwar nicht meine Absicht, hier näher auf die Frage der „erworbenen" Charaktere einzugehen, ich hoffe dies später in ausführlicher Weise thun zu können, aber darauf möchte ich doch hinweisen, dass man sich vor Allem klar machen muss, was eigentlich der Ausdruck „erworbener Charakter" bedeutet. Ein Organismus kann Nichts erwerben, als wozu die Disposition schon in ihm liegt; erworbene Charaktere sind also nichts Anderes, als locale oder auch allgemeine Variationen, die durch bestimmte äussere Einflüsse erzeugt sind. Wenn durch lange fortgesetztes Hantiren mit dem Gewehr der sog. „Exercierknochen" entsteht, so beruht dies doch darauf, dass dieser wie jeder Knochen die Prädisposition in sich trägt, auf bestimmte mechanische Reize mit Wachsthum in bestimmter Richtung und bestimmtem Maasse zu antworten; die Prädisposition zum Exercierknochen ist also vorhanden, sonst könnte er sich nicht bilden, und genau ebenso ist es mit allen andern „erworbenen Eigenschaften". Es kann Nichts an einem Organismus entstehen, was nicht als Disposition in ihm vorhanden gewesen wäre, denn jede „erworbene" Eigenschaft ist Nichts als die Reaction des Organismus auf einen bestimmten Reiz. Es ist mir deshalb auch niemals eingefallen, die Vererbung von Prädispositionen zu leugnen, wie E. Roth zu glauben scheint. Ich gebe vollkommen zu, dass z. B. die Prädisposition zum Exercierknochen verschieden gross ist, und

dass eine grosse Prädisposition vom Vater auf den Sohn vererbt werden kann, einfach als eine empfindlichere Constitution des Knochengewebes; aber ich bestreite, dass der Sohn einen Exercierknochen bekommt, ohne exerciert zu haben, oder dass er ihn auch nur leichter durch Exercieren bekommt, als der Vater, deshalb, weil dieser ihn durch Exercieren zuerst „erworben“ hat. Ich glaube, dass dies ebenso wenig der Fall sein kann, als dass das Blatt einer Eiche eine Galle erzeugt, ohne von einer Gallwespe angestochen zu sein, obwohl doch schon Tausende von Eichen-Generationen von Gallwespen angestochen wurden und diese Eigenschaft, Gallen zu produciren, „erworben“ haben. Ich bin auch weit entfernt zu behaupten, dass das Keimplasma, welches meiner Ansicht nach als Träger der Vererbung von einer Generation auf die andere übergeht, absolut unveränderlich wäre, oder gänzlich unempfindlich gegen die Einflüsse, welche von dem Organismus ausgehen, in dem es sich zu Keimzellen ausgestaltet. Ich habe vielmehr zugegeben, dass ein verändernder Einfluss der Organismen auf ihre Keimzellen denkbar, ja bis zu einem gewissen Grad sogar unvermeidlich ist. Ernährung und Wachsthum des Individuums werden gewiss einen Einfluss auf die in ihm enthaltenen Keime ausüben, aber erstens einen ungemein geringen und zweitens nicht in der Weise, wie man es sich gewöhnlich denkt. Eine „Wachsthumsänderung an der Peripherie“, z. B. der Exercierknochen, wird niemals eine solche Aenderung in der Molekülarstructur des Keimplasmas hervorrufen, dass die Disposition zum Exercierknochen sich erhöhte, dass also der Sohn eine erhöhte Empfindlichkeit seiner Knochen, oder gar des betreffenden e i n e n Knochens ererbte, sondern so, dass die Keimzelle etwaige, durch die „Wachthumsänderung

an der Peripherie" hervorgerufene Ernährungsänderungen mit irgend einer Aenderung in der Grösse, Zahl oder vielleicht auch Anordnung ihrer Molekülar-Elemente beantwortete. Ob das Letztere überhaupt der Fall sein kann, lässt sich heute noch mit Recht anzweifeln, jedenfalls aber — wenn es sein kann — hat die Qualität der Veränderung des Keimplasmas Nichts zu thun mit der Qualität des „erworbenen Charakters", sondern nur mit dessen Beeinflussung der allgemeinen Ernährungsverhältnisse. Im Fall des Exercierknochens würde z. B. die allgemeine Ernährungsänderung gleich Null sein; wäre aber der betreffende Knochenauswuchs im Stande, die Grösse eines Carcinoms zu erreichen, so wäre eine Störung der Allgemeinernährung des Körpers und möglicherweise auch ein Einfluss auf die Keimzellen denkbar. Dass aber auch dann dieser Einfluss ausserordentlich gering sein muss, ja, dass er möglicherweise die Molekülarstructur des Keimplasmas gar nicht berührt, das zeigt uns eben die ungemeine Strenge der Vererbung und das Experiment an Pflanzen, welche nach Nägeli Generationen hindurch stark veränderten Ernährungsbedingungen unterworfen werden können, ohne doch irgend eine sichtbare, erbliche Veränderung zu erleiden. Es ist also bis jetzt noch nicht einmal erwiesen, dass Ernährungsänderungen auch Aenderungen in der Molekülarstructur des Keimplasmas erzeugen können, geschweige denn, dass irgendwie auch nur wahrscheinlich gemacht werden könnte, dass „erworbene" Abänderungen, die keinen Einfluss auf die Allgemeinernährung haben, sich in den Keimzellen geltend machen könnten. Wenn man aber erwägt, dass jede sog. „Disposition" eines Organismus, d. h. also jede Fähigkeit desselben oder eines seiner Theile, auf bestimmte Reize in bestimmter Weise

zu antworten, angeboren sein muss, und weiter, dass jede „erworbene“ Eigenschaft nur eben die Reaction eines irgendwie disponirten Theils auf eine äussere Einwirkung sein kann, so wird man zugeben, dass von dem, was eine „erworbene“ Eigenschaft entstehen lässt, nur das vererbt werden kann, was vorher schon da war, nämlich die Disposition dazu; dass diese aber aus dem Keim hervorgeht und es somit für die folgende Generation ganz gleichgültig ist, ob die Disposition zur Entfaltung kommt oder nicht. Die Continuität des Keimplasmas genügt vollkommen zur Erklärung dieser Erscheinung.

Ich glaube deshalb nicht, dass von Seiten der thatsächlich beobachten Vererbungserscheinungen meiner Hypothese ein begründeter Einwurf gemacht werden kann. Nimmt man sie an, so erscheint dadurch Manches in anderem Licht als unter der bisherigen Voraussetzung, der Organismus erzeuge die Keimzellen stets wieder von Neuem und allein aus sich selbst heraus. Die Keimzellen erscheinen jetzt nicht mehr als das Product des Körpers, wenigstens nicht in ihrem wesentlichsten Theil, dem specifischen Keimplasma, sie erscheinen vielmehr als etwas der Gesammtheit der Körperzellen Gegenüberzustellendes, und die Keimzellen aufeinander folgender Generationen verhalten sich ähnlich, wie eine Generationsfolge von Einzelligen, welche durch fortgesetzte Zweitheilung auseinander hervorgehen. Allerdings gehen die Generationen der Keimzellen meistens nicht schon als vollständige Zellen auseinander hervor, sondern nur als minimale Theilchen von Keimplasma, aber dieses bildet eben doch die Grundlage der Keimzellen der folgenden Generation, das Bestimmende, welches denselben ihren specifischen Charakter aufdrückt.

Schon vor mir haben G. Jäger[1]) und später M. Nussbaum[2]) Gedanken über Vererbung geäussert, die den meinigen sehr nahe stehen. Beide gingen von der Vorstellung aus, dass ein directer Zusammenhang zwischen den Keimzellen aufeinander folgender Generationen bestehen müsste, und suchten diesen durch die Annahme herzustellen, dass die kindlichen Keimzellen sich schon gleich zu Beginn der Embryonalentwicklung oder doch jedenfalls noch vor jeder histologischen Differencirung von der elterlichen Keimzelle ablösten. In dieser Form aber lässt sich die Ansicht nicht halten, sie widerspricht zahlreichen Thatsachen; eine Continuität der Keimzellen findet heute nur noch in den allerseltensten Fällen statt, das hindert aber nicht, eine Continuität des Keimplasmas anzunehmen, und für eine solche lassen sich noch weitere und gewichtige Belege beibringen. Ich will versuchen, die soeben in kurzer Zusammenfassung gegebene Theorie in Folgendem weiter zu führen, sie gegen Einwände zu vertheidigen, welche ihr gemacht sind, und neue Folgerungen aus ihr zu ziehen, welche vielleicht im Stande sind, bekannte, aber unverstandene Thatsachen unserer Erkenntniss näher zu bringen. Jedenfalls — so scheint es mir — verdient diese Theorie von der Continuität des Keimplasmas nach allen Richtungen verfolgt und durchgedacht zu werden, denn sie ist die einfachste und nächstliegende, und man wird erst dann berechtigt sein, sie zu verlassen und zu einer complicirteren zu greifen, wenn ihre Unhaltbarkeit sich erwiesen haben sollte. Sie setzt Nichts voraus als

---

[1]) Jäger, „Lehrbuch der allgemeinen Zoologie". Leipzig 1878. Bd. II.

[2]) M. Nussbaum, „Die Differenzirung des Geschlechts im Thierreich". Arch. f. mikros. Anat. Bd. XVIII, 1880.

Vorgänge, die, wie die Assimilation oder die Entwicklung gleicher Organismen aus gleichen Keimen, sich zwar noch nicht verstehen, wohl aber täglich beobachten lassen, während jede andere Vererbungstheorie Hypothesen zu Grunde legen muss, die unbeweisbar sind. Es könnte nun freilich trotzdem sein, dass eine Continuität des Keimplasmas nicht in der Weise vorhanden ist, wie ich es mir vorstelle, denn Niemand kann heute schon sagen, ob alle bekannten Thatsachen mit ihr stimmen und in ihr ihre Erklärung finden. Auch bringt ja die rastlose Forschung jeden Tag neue Thatsachen, und ich bin weit entfernt zu behaupten, dass diese nicht eine Widerlegung meiner Anschauung enthalten könnten. Sollte aber auch diese Theorie später wieder verlassen werden müssen, so scheint sie mir doch für jetzt als ein nothwendiger Durchgangspunkt unserer Erkenntniss, sie *musste* aufgestellt und sie *muss* durchgearbeitet werden, mag die Zukunft sie nun als richtig oder als falsch erweisen. In diesem Sinne habe ich die folgenden Erwägungen angestellt, und in diesem möchte ich, dass sie gelesen würden.

I. Das „Keimplasma".

Zunächst wäre der Begriff des „Keimplasmas" genauer zu präcisiren.

Ich habe in meinen bisherigen Schriften, die dieses Thema berührten, nur einfach von „Keimplasma" gesprochen, ohne mich näher darüber auszulassen, in welchem Theil der Zelle dieser Träger der specifischen Natur der Art und des Individuums zu suchen sei. Einestheils genügte dies für den beabsichtigten Gedankengang, anderntheils schienen mir zu einer genaueren Präcisirung die bekannten Thatsachen noch zu unvollständig. Ich stellte mir unter Keimplasma diejenige Parthie einer Keimzelle vor, deren chemisch-physikalische Beschaffenheit einschliesslich ihrer Molekülarstructur ihr die Fähigkeit verleiht, unter bestimmten Verhältnissen zu einem neuen Individuum derselben Art zu werden, also eine solche Substanz, wie sie Nägeli[1]) kurze Zeit darauf als Idioplasma bezeichnete und in bewunderungswürdiger Weise dem Verständniss näher zu bringen suchte. Wohl hätte man damals schon mit einiger Wahrscheinlichkeit in der organisirten Kernsubstanz den Träger der Vererbungserscheinungen vermuthen können, aber irgend welche Sicherheit darüber fehlte doch noch.

---

[1]) Nägeli, „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre". München u. Leipzig 1884.

O. Hertwig[1]) und Fol[2]) hatten gezeigt, dass der Befruchtungsprocess mit einer Kerncopulation einhergeht, und Hertwig hatte sogar schon bestimmt ausgesprochen, „die Befruchtung beruhe allgemein auf der Copulation zweier Kerne“, allein die Mitwirkung des Zellkörpers der beiden Keimzellen war doch um so weniger ganz auszuschliessen, als in allen den beobachteten Fällen die Samenzelle sehr klein und in der Form eines Spermatozoons gestaltet war, so dass sich nicht bestimmt erkennen liess, wieviel von ihrem Zellkörper mit dem weiblichen Eikörper verschmilzt und in welcher Weise dies geschieht. Ohnehin war es ja längere Zeit hindurch sehr zweifelhaft, ob die Spermatozoen überhaupt ächte Kernsubstanz enthalten, und Fol sah sich deshalb noch 1879 zu dem Schluss gedrängt, dass dieselben nur aus Zellsubstanz mit Ausschluss von Kernsubstanz bestünden. Im nächsten Jahr folgten dann meine Angaben über die Samenzellen der Daphniden, welche wohl geeignet gewesen wären, jeden Zweifel an der Zellennatur und dem Besitz eines völlig normalen Kerns der Samenkörper zu beseitigen, hätte man ihnen von Seiten der Samen-Histologen einige Aufmerksamkeit geschenkt[3]).

In demselben Jahr 1880 fasste Balfour die Thatsachen folgendermassen zusammen: „Der Befruchtungsact

[1]) O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies“. Leipzig 1876.

[2]) Fol, „Recherches sur la fécondation etc.“ Genève 1879.

[3]) Wie schon früher, so auch in seiner neuesten Publikation erklärt Kölliker die „Samenfäden“ für blosse Kerne. Zugleich erkennt er aber auch die Existenz von Samenzellen bei gewissen Arten an. Die Beweise für die erstere Behauptung müssten indessen wohl erheblich stärkere sein, sollten sie genügen, um eine in sich so unwahrscheinliche Hypothese zu stützen, wie die ist, dass der morphologische Werth der Befruchtungselemente ein verschiedener sein könne; vergl. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42.

lässt sich also darstellen als eine Verschmelzung des Eies und des Spermatozoons, und der wichtigste Zug an diesem Acte scheint die Vereinigung eines männlichen und eines weiblichen Kernes zu sein".[1])

Allerdings hatte Calberla an dem Ei der Neunaugen direct gesehen, dass der Schwanz des Spermatozoons nicht mit in das Ei eindringt, sondern im Mikropylen-Kanal der Eihaut stecken bleibt, allein der Kopf und „ein Theil des Mittelstücks", welche die Befruchtung bewirken, enthalten jedenfalls doch nicht blos Kernsubstanz, sondern auch etwas vom Zellkörper, und wenn die Menge von Zellsubstanz, welche damit ins Ei gelangt, auch sehr gering sein musste, so konnte sie doch zur Uebertragung der Vererbungs-Tendenzen vollkommen genügen. Denn mit vollem Recht haben später Nägeli und Pflüger geltend gemacht, dass die Menge dieser Vererbungs-Substanz sehr klein sein muss, weil die gleich starke Vererbung vom Vater wie von der Mutter aus zu der Annahme zwingen, dass sie nahezu gleich ist bei der weiblichen und männlichen Keimzelle.

Ich selbst war — ohne mich übrigens öffentlich darüber auszusprechen — besonders deshalb geneigt, auch der Zellsubstanz eine grössere Bedeutung beim Befruchtungsprocess zuzuschreiben, weil mich meine Untersuchungen an Daphniden gelehrt hatten, dass eine Thierart grosse Samenzellen mit mächtigem Zellkörper hervorbringt, sobald die Oekonomie ihres Organismus dies erlaubt. Alle Daphniden mit innerer Befruchtung, deren Samenzellen unmittelbar auf das zu befruchtende Ei entleert werden, bringen solche grosse Samenzellen in geringer Zahl hervor (Sida, Poly-

---

[1]) Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie, deutsch v. Vetter, Bd. 1, pag. 81.

phemus, Bythotrephes), während alle Arten mit äusserer Befruchtung (Daphninae, Lynceinae) sehr kleine Samenzellen besitzen, dafür aber ungeheure Massen davon produciren, so dass dadurch die geringe Aussicht der einzelnen Zelle, ein Ei zu erreichen, ausgeglichen wird. Es werden also um so mehr Samenzellen hervorgebracht, je geringer die Aussicht der einzelnen Zelle ist, das Ziel, die Eizelle, zu erreichen, und die Folge der Vermehrung der Samenzellen ist ihre Verkleinerung. Warum aber mussten die Samenzellen der Arten mit sicherer Befruchtung so gross bleiben oder es werden? Der Gedanke, dass irgend ein Vortheil dadurch erreicht werde, der bei den andern aufgegeben werden musste, lag nahe, wenn ein solcher auch möglicherweise nur in einer grösseren Begünstigung der Entwicklung des befruchteten Eies, nicht in einer Vermehrung der eigentlich befruchtenden Substanz vermuthet werden konnte. Jetzt wird man freilich geneigt sein, diesen Vortheil in noch mehr secundären Verhältnissen zu erblicken, allein damals war man durch die vorliegenden Thatsachen noch nicht berechtigt, die Befruchtung nur als Kern-Copulation zu bezeichnen, und M. Nussbaum [1]) gab ganz richtig den Stand unsres Wissens wieder, wenn er den Befruchtungsact „in der Vereinigung der identischen Theile zweier homologer Zellen" erblickte.

Die erste Thatsache, welche bestimmt darauf hinwies, dass der Zellkörper der Keimzellen keinen Antheil an der Uebertragung der Vererbungstendenzen hat, war die von Pflüger gemachte Entdeckung der „Isotropie" des Eies. Pflüger zeigte, dass die ersten Furchungserscheinungen an verschiednen Theilen des Eikörpers

---

[1]) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23, p. 182, 1884.

hervorgerufen werden können, wenn man das Ei dauernd aus seiner natürlichen Lage bringt. Es war damit der wichtige Beweis geliefert, dass der Zellkörper des Eies aus gleichartigen Theilen besteht, dass nicht bestimmte Theile oder Organe des Embryos in bestimmten Theilen des Eikörpers potentia enthalten sind, so dass sie nur aus dieser und nicht aus irgend einer andern Portion des Eies hervorgehen könnten. Pflüger irrte nun allerdings in der weiteren Deutung dieses Ergebnisses, wenn er daraus schloss, dass „das befruchtete Ei gar keine wesentliche Beziehung zu der späteren Organisation des Thieres" besitze und dass es nur die Wiederkehr „derselben äusseren Bedingungen" sei, welche es mit sich bringe, „dass aus dem Keime immer dasselbe entsteht". Es war zunächst die Schwerkraft, deren Einfluss er für den Aufbau des Embryos für bestimmend hielt; er übersah, dass die Thatsache der Isotropie nur auf den Eikörper bezogen werden durfte, dass aber ausser dem Zellkörper des Eies noch der Zellkern da ist. Die Möglichkeit eines entscheidenden Einflusses des Zellkerns war ausser Acht geblieben. Erst Born[1]) wies nach, dass bei Eiern, die sich in Zwangslage befinden, eine Verlagerung des Kerns eintritt und deutete darauf hin, dass im Kern das richtende und in erster Linie bestimmende Princip für die Embryonalbildung liegen müsse, und Roux[2]) zeigte, dass auch bei Aufhebung der Wirkung der Schwere die Entwicklung völlig normal verläuft und schloss daraus, dass das „befruchtete Ei alle zur normalen Entwicklung nöthigen gestaltenden Kräfte in sich selber trägt". O. Hertwig[3]) endlich

[1]) Born, „Biol. Untersuch." I, Arch. mikr. Anat. Bd. 24.
[2]) Roux, „Beiträge z. Entwicklungsmech. des Embryo". 1884.
[3]) O. Hertwig, Welchen Einfluss übt d. Schwerkraft" etc. Jena 1884.

stellte durch Beobachtungen an Seeigel-Eiern fest, dass bei diesen die Schwerkraft gar keine richtende Wirkung auf die Zelltheilung ausübt, dass aber die Stellung der ersten Kernspindel darüber entscheidet, „in welcher Richtung später die Eikugel durch die Furchungsebne halbirt wird". Damit war freilich immer noch nicht erwiesen, dass die Befruchtung lediglich eine Kern-Copulation sei.

Einen weiteren und bedeutenden Schritt vorwärts führten erst die Beobachtungen E. van Beneden's [1]) über die Befruchtung von Ascaris megalocephala. Auch sie schlossen zwar nicht, ebenso wenig wie die kurz vorhergegangenen Untersuchungen Nussbaum's [2]) über dasselbe Object, eine Antheilnahme des Zellkörpers der Samenzelle an dem eigentlichen Befruchtungsvorgang geradezu aus, aber die Thatsache, dass die Kerne von Ei- und Samenzelle nicht etwa regellos mit einander verschmelzen, sondern dass ihre Kernschleifen sich zu zwei und zwei regelmässig einander gegenüberlagern und so einen neuen Kern, den Furchungskern, bilden, gaben doch einen weiteren deutlichen Hinweis darauf, dass die organisirte Kernsubstanz der alleinige Träger der Vererbungstendenzen ist, dass also in der That die Befruchtung auf einer Kernverbindung beruhe. Van Beneden selbst zog freilich diese Consequenzen nicht; er war beherrscht von der Idee, dass die Befruchtung auf der Vereinigung zweier sexuell differenzirter Kerne, oder vielmehr Halbkerne beruhe, des Pronucleus femelle und des Pronucleus mâle, dass auf diese Weise erst ein wirklicher, voller Ganz-Kern entstehe, der

[1]) E. van Beneden, „Recherches sur la maturation de l'oeuf", etc. 1883.

[2]) M. Nussbaum, „Ueber die Veränderung der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung". Arch. mikr. An. 1884.

nun natürlich zwittriger Natur sein musste, und dass im Verlauf der weiteren Ontogenese das Wesentliche darin bestehe, dass bei jeder weiteren Kern- und Zelltheilung sich diese zwittrige Natur des Kerns erhalte durch Theilung der Kernschleifen des Mutterkerns in der Längsrichtung, also durch gleichmässige Vertheilung der männlichen und weiblichen Kernschleifen auf die beiden Tochterkerne. Van Beneden hat aber unzweifelhaft das grosse Verdienst, die thatsächliche Basis geliefert zu haben, auf welcher sich eine wissenschaftliche Theorie der Vererbung aufbauen liess; man brauchte blos anstatt männlicher und weiblicher Vorkern zu sagen: Kernsubstanz des mütterlichen und des väterlichen Individuums, so war die richtige Basis für ein weiteres Vordringen gefunden. Diesen Schritt that Strasburger, indem er zugleich einen Fall nachwies, in welchem nur der Kern der männlichen Keimzelle bis zur Eizelle gelangt, nicht aber auch ihr Zellkörper. Es glückte ihm, den lange Zeit räthselhaft gebliebenen Befruchtungsprocess der Phanerogamen aufzuklären und nachzuweisen, dass der Kern der Samenzelle (des Pollenschlauchs) in den „Embryosack" eindringt, um sich dort mit dem Kern der Eizelle zu conjugiren; er gewann aber zugleich die Ueberzeugung, dass der Zellkörper der Samenzelle nicht in den „Embryosack" mit überwandert, so dass also die Befruchtung hier wirklich nur auf Kern-Copulation beruhen kann.[1])

Somit kann also nur die Kernsubstanz Träger der Vererbungstendenzen sein, und die von Beneden bei

---

[1]) Eduard Strasburger, „Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung". Jena 1884.

Ascaris gefundenen Thatsachen machen es sehr anschaulich, wie diese Kernsubstanz nicht nur die Wachsthumstendenzen der Eltern, sondern zugleich die einer überaus grossen Zahl von Vorfahren mit enthalten können und müssen. Jeder der beiden Kerne, welche sich bei der Befruchtung vereinigen, muss das Keim-Nucleoplasma der beiden Eltern mit enthalten, von welchen diese Generation abstammt, dieses aber enthielt und enthält noch das Nucleoplasma der grosselterlichen Keimzellen, sowie das der Urgrosseltern und sofort. Und zwar muss das Nucleoplasma der verschiedenen Generationen nach Massgabe ihrer zeitlichen Entfernung in immer geringerem Verhältniss darin enthalten sein nach derselben Rechnung, welche die Züchter bisher bei der Kreuzung von Rassen anwandten, um den Bruchtheil edeln „Blutes“ zu bestimmen, der in irgend einem Nachkommen enthalten sei; während das Keimplasma des Vaters oder der Mutter die Hälfte des kindlichen Keimzellenkerns ausmacht, beträgt das des Grossvaters darin nur $\frac{1}{4}$, das der zehnten Generation rückwärts nur $\frac{1}{1024}$ u. s. w. Dennoch kann letzteres sich bei dem Aufbau des kindlichen Organismus noch recht wohl geltend machen, ja die Erscheinungen des Rückschlags beweisen, dass das Keimplasma von Vorfahren, die Tausende von Generationen zurückliegen, sich gelegentlich wieder geltend machen kann, indem plötzlich längst verlorene Charaktere wieder zu Tage kommen. Wenn wir auch noch nicht genauer zu sagen im Stande sind, durch welche Einzelvorgänge dies geschieht und unter welchen Umständen es geschehen muss, so sehen wir doch jetzt wenigstens im Allgemeinen ein, wie es überhaupt möglich ist, da ja auch eine sehr geringe Menge eines specifischen Keimplasmas die bestimmte Tendenz zum Aufbau eines bestimmten

Organismus enthält und sie zur Geltung bringen muss, sobald dasselbe aus irgend einem Grunde vor den andern in den Kernen enthaltenen Plasma-Arten in der Ernährung bevorzugt wird. Es wird sich dann stärker vermehren, als diese andern, und es darf wohl angenommen werden, dass das Ueberwiegen einer Kernplasma-Art, der Masse nach, auch seine Herrschaft über den Zellkörper bedingt.

In ähnlicher Weise hat schon Strasburger, gestützt auf van Beneden's Beobachtungen, aber im Gegensatz zu dessen Auffassung den Vererbungsvorgang entwickelt, und ich schliesse mich insoweit seiner Ansicht an. Das Wesen der Vererbung beruht auf der Uebertragung einer Kernsubstanz von specifischer Molekülarstructur; das specifische Nucleoplasma der Keimzelle ist das, was ich bisher „Keimplasma" nannte.

Zu diesem Schluss ist auch O. Hertwig[1]) gelangt, der ja schon von früher her den wesentlichsten Theil des Befruchtungsvorgangs in der Kern-Copulation gesehen hatte, und der nun durch die soeben kurz vorgeführten, inzwischen neu angesammelten Thatsachen seine alte Ansicht erwiesen glaubt.

So vollkommen ich aber auch in diesem Hauptpunkt mit ihm übereinstimme, so kann ich doch nicht gleicher Meinung sein, wenn er den von Nägeli geschaffenen Begriff des „Idioplasmas" mit dem Kernplasma der Keimzelle identificirt. Gewiss fällt dieses „Keimplasma" — wenn ich den Ausdruck der Kürze halber beibehalten darf — unter den Begriff des Nägeli'schen Idioplasmas.

---

[1]) O. Hertwig, „Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies". Jena 1885.

Nägeli ist sogar bei der Bildung desselben von den Keimzellen ausgegangen, allein sein Idioplasma, wenn wir es als Kernplasma auffassen, ist keineswegs blos das Kernplasma der Keimzelle, sondern es umfasst auch die Kernplasmen aller Zellen des gesammten Organismus; erst die Gesammtheit aller dieser Kernplasmen macht das Idioplasma Nägeli's aus.

Das Idioplasma bildet nach Nägeli ein Netz, welches sich durch den ganzen Körper hin erstreckt und eben die specifische, das Wesen desselben bestimmende molekülare Grundlage darstellt. Wenn nun auch der letztere und allgemeinere Theil dieser Vorstellung gewiss richtig ist, und wenn es sicherlich als eine bedeutende That bezeichnet werden darf, den Begriff des Idioplasmas in diesem allgemeinen Sinn als die bestimmende molekülare Grundlage des Organismus im Gegensatz gegen das „Nährplasma“ zuerst aufgestellt zu haben, so wird man doch die speciellere Ausführung, in welcher sich Nägeli sein Idioplasma dachte, schon heute nicht mehr festhalten können. Vor Allem bildet dasselbe kein unmittelbar zusammenhängendes Netzwerk durch den ganzen Körper hindurch, und dann ist es überhaupt nicht eine einzige Substanz von gleicher Beschaffenheit, die den ganzen Organismus durchsetzt, sondern jede besondere Zellenart des Körpers muss ihr specifisches, das Wesen derselben bestimmendes Idioplasma oder Kernplasma enthalten, es gibt also in jedem Organismus eine Menge verschiedner Idioplasma-Arten. Insoweit also wäre es ganz gerechtfertigt, das Idioplasma allgemein als Kernplasma zu bezeichnen und umgekehrt das bestimmende Kernplasma jeder beliebigen Zelle als Idioplasma.

Dass die ersterwähnte Vorstellung, das Idioplasma

bilde ein zusammenhängendes Netzwerk durch den ganzen Organismus, nicht haltbar ist, ergibt sich von selbst, sobald dasselbe in den Kernen und nicht im Zellkörper seinen Sitz hat. Möchten auch überall die Zellkörper durch feine Ausläufer zusammenhängen, wie dies von Leydig und Heitzmann für Thiere, von den Botanikern für Pflanzen nachgewiesen ist, so würden dieselben doch kein Idioplasma-Netz darstellen, sondern ein Netz von „Nährplasma", d. h. von derjenigen Substanz des Körpers, welche nach Nägeli grade den Gegensatz zum Idioplasma bildet. Strasburger spricht freilich bereits von einem „Cyto-Idioplasma", und gewiss hat ja auch der Zellkörper häufig ein specifisches Gepräge, aber wir müssen doch jetzt annehmen, dass ihm dasselbe von dem beherrschenden Kern aufgeprägt wird, d. h. dass die Richtung, in welcher seine Substanz im Lauf der Embryogenese sich differenzirt, durch die Qualität der Kernsubstanz bedingt wird. Insofern also entspricht die bestimmende Kernsubstanz allein dem „Idioplasma", die Zellkörpersubstanz aber muss dem „Nährplasma" Nägeli's beigeordnet werden. Jedenfalls wird es praktisch sein, die Bezeichnung Idioplasma durchaus auf die bestimmende Kernsubstanz zu beschränken, falls wir uns überhaupt diesen glücklich gewählten Ausdruck und Begriff erhalten wollen.

Aber auch in dem zweiten Punkt ist die Nägeli'sche Vorstellung vom Idioplasma unhaltbar. Dasselbe kann unmöglich überall im Organismus und zu allen Zeiten der Ontogenese dieselbe Beschaffenheit haben, wie sollte es sonst die grossen Verschiedenheiten in der Bildung der Theile des Organismus bewirken können? Nägeli scheint nun freilich an manchen Stellen seines Buches auch dieser Ansicht zu sein; so auf p. 31, wo es heisst, es sei „das Zweckmässigste,

das Idioplasma verschiedener Zellen eines Individuums, wenn auch nur als Symbol, als verschieden zu bezeichnen, insofern es eigenthümliche Productionsfähigkeit besitzt, und darunter auch alle die Umstände im Individuum zu begreifen, die auf das bezügliche Verhalten der Zellen Einfluss haben". Aus den vorhergehenden Stellen (p. 30) und aus später folgenden geht aber klar hervor, dass er diese „Veränderungen" des Idioplasmas nicht „in materieller Beziehung" versteht, sondern nur in „dynamischer". Auf S. 53 spricht er es mit besonderem Nachdruck aus, „dass das Idioplasma überall im Organismus, indem es sich vermehrt, seine specifische Beschaffenheit beibehält" und nur „innerhalb dieses festen Rahmens seine Spannungs- und Bewegungszustände und durch dieselben die nach Zeit und Ort möglichen Formen des Wachsthums und der Wirksamkeit wechselt." Gegen eine solche Auffassung lassen sich aber gewichtige Gründe geltend machen. Zunächst will ich nur erwähnen, dass doch erst gezeigt werden müsste, was man sich nun eigentlich unter diesen „verschiednen Spannungs- und Bewegungszuständen" zu denken habe und wieso blosse Spannungs-Verschiedenheiten ebenso mannigfaltig wirken können, wie Verschiedenheiten der Qualität. Wenn man die Behauptung aufstellte, bei den Daphniden, oder bei andern Thieren, welche zweierlei Eier hervorbringen, beruhe die Eigenschaft der Wintereier, sich nur nach einer Latenzperiode zu entwickeln, darauf, dass ihr Idioplasma zwar identisch mit dem der Sommereier sei, aber sich in einem andern Spannungszustand befinde, so würde ich dies für eine wohl zu beachtende Hypothese halten, denn die Thiere, welche aus den Eiern entstehen, sind in beiden Fällen ganz gleich, das Idioplasma, welches ihre Bildung veranlasste, muss also

seiner Beschaffenheit nach gleich sein, es kann sich nur etwa so unterscheiden, wie sich Wasser von Eis unterscheidet. Ganz anders aber liegt der Fall bei den Stadien der Ontogenese. Wenn man bedenkt, wie viele tausenderlei verschiedene Spannungszustände ein und dasselbe Idioplasma eingehen müsste, um den tausenderlei verschiedenen Bildungen und Zelldifferenzirungen eines höheren Organismus zu entsprechen, so würde es wohl kaum möglich sein, eine auch nur ungefähre Vorstellung davon zu geben, wie man hier mit blossen „Spannungs- und Bewegungszuständen" ausreichen wollte. Weiter aber sollten doch auch die Unterschiede der Wirkungen denen der Ursachen einigermassen entsprechen, und dann sollte wohl das Idioplasma z. B. einer Muskelzelle sich stärker von dem einer Nerven- oder Verdauungszelle desselben Individuums unterscheiden, als das Idioplasma der Keimzelle eines bestimmten Individuums von dem eines andern derselben Art, und doch müssen auch nach Nägeli diese beiden als qualitativ verschieden angenommen werden; warum nun also nicht um so viel mehr die Idioplasmen jener histologisch so weit differirenden Zellen?

Gradezu aber als ein Widerspruch mit sich selbst erscheint die Nägeli'sche Annahme, wenn man bedenkt, dass er das „biogenetische Grundgesetz" anerkennt, in den Stadien der Ontogenese somit also eine abgekürzte Wiederholung der phyletischen Entwicklungsstadien sieht, und nun doch die einen aus einem andern Princip erklärt, als die andern. Die Stadien der Phylogenese beruhen nach Nägeli auf wirklicher, qualitativer Verschiedenheit des Idioplasmas, das Keimplasma also z. B. eines Wurms ist qualitativ verschieden von dem des Amphioxus oder des Frosches oder Säugethiers. Wenn aber derartige phyletische

Stadien in der Ontogenese einer einzigen Art zusammengedrängt vorkommen, sollen sie nur auf verschiednen „Spannungs- und Bewegungszuständen“ ein und desselben Idioplasmas beruhen! Ich gestehe, mir scheint es ein zwingender Schluss, dass wenn überhaupt das Idioplasma im Laufe der phyletischen Entwicklung seine specifische Beschaffenheit allmälig ändert, diese Veränderungen auch in der Ontogenese durchlaufen werden müssen, soweit dieselbe phyletische Stadien wiederholt. Entweder beruht auch die ganze phyletische Entwickelung blos auf „verschiednen Spannungs- und Bewegungszuständen“, oder, wenn dies, wie ich allerdings glaube, nicht denkbar ist, müssen auch die Stadien der Ontogenese auf einer qualitativen Veränderung des Idioplasmas beruhen.

Man fragt sich unwillkürlich, wie ein so scharfsinniger Denker, wie Nägeli, dazu kommt, einen solchen Widerspruch nicht zu sehen, aber die Antwort liegt nicht weit und Nägeli selbst deutet sie an, wenn er auf den oben citirten Satz weiter sagt: „Daraus folgt, dass wenn in irgend einem ontogenetischen Entwicklungsstadium und an irgend einer Stelle des Organismus eine Zelle sich als Keimzelle ablöst, dieselbe alle erblichen Anlagen des elterlichen Individuums enthält.“ Mit andern Worten: wenn es sich blos um verschiedene Spannungs- und Bewegungszustände handelt, so scheint es gewissermassen selbstverständlich, dass das Idioplasma auch wieder seinen ursprünglichen Zustand annehmen, dass das Idioplasma irgend welcher Körperzellen wieder zum Idioplasma der Keimzelle werden kann; die grössere „Spannung“ braucht ja blos wieder eine geringere zu werden, oder umgekehrt! Nimmt man aber eine wirkliche Veränderung der Beschaffenheit an, dann

erscheint eine Rückverwandlung des Idioplasmas der Körperzellen zu Keimplasma nichts weniger als selbstverständlich, und wer sie annehmen will, muss seine Annahme zuerst begründen. Dieser Begründung weicht Nägeli aus, indem er die Umwandlungsstufen des Idioplasmas in der Ontogenese als blosse Verschiedenheiten in den „Spannungs- und Bewegungszuständen" des Idioplasmas bezeichnet; diese Ausdrücke verdecken den schwachen Punkt in seinem System, sie sind mir ein werthvoller Beweis dafür, dass auch Nägeli im Grunde doch gefühlt hat, dass die Vererbungserscheinung ihre Erklärung nur auf Grund einer Continuität des Keimplasmas finden kann, denn sie sind offenbar nur dazu geeignet, die Frage zu verschleiern: wie aber kann sich das Idioplasma von Körperzellen wieder zum Idioplasma von Keimzellen umwandeln?

Ich bin der Ansicht, dass es dies überhaupt nicht kann, und habe diese Meinung schon seit einigen Jahren vertreten[1]), wenn ich auch bisher mehr die positive Seite der Sache betonte, nämlich die Continuität des Keimplasmas. Ich suchte nachzuweisen, dass Keimzellen sich nur dadurch in einem Organismus bilden, dass Keimplasma von der vorigen Generation her in diese herübergenommen wird, dass bei der Entwicklung eines Eies zum Thier stets ein, wenn auch sehr minimaler Theil der Keimsubstanz unverändert in den sich bildenden Organismus übergeht und dass dieser die Grundlage zur Bildung der Keimzellen darstellt. Auf diese Weise ist es bis zu einem gewissen Grad begreiflich, wie die complicirte

---

[1]) Zuerst in meinem Vortrag: „Ueber die Dauer des Lebens". Jena 1882.

Molekülarstructur des Keimplasmas sich bis in die feinsten Einzelheiten hinein durch lange Generationsfolgen hindurch unverändert erhalten kann.

Wie aber sollte das geschehen können, wenn das Keimplasma in jedem Individuum sich durch Umwandlung somatischen Idioplasmas bilden müsste? Und doch wird man zu dieser Annahme gezwungen, sobald man die „Continuität des Keimplasmas" verwirft. Auf diesem Standpunkte steht Strasburger, und es würde nun zunächst zu untersuchen sein, wie sich die Dinge unter seinen Gesichtspunkten gestalten.

Vollkommen in Uebereinstimmung befinde ich mich mit Strasburger, wenn er „die specifischen Eigenschaften der Organismen in den Zellkernen begründet" sieht, und auch seinen Vorstellungen über die Beziehungen zwischen Zellkern und Zellkörper kann ich mich in vielen Punkten anschliessen: „vom Zellkern aus pflanzen sich auf das umgebende Cytoplasma molekülare Erregungen fort, welche einerseits die Vorgänge des Stoffwechsels in der Zelle beherrschen, andrerseits dem durch die Ernährung bedingten Wachsthum des Cytoplasma einen bestimmten, der Species eignen Charakter geben." „Das nutritive Cytoplasma assimilirt, der Zellkern beherrscht den Stoffwechsel, wodurch die assimilirten Substanzen eine bestimmte Zusammensetzung erhalten und das Cyto-Idioplasma, sowie das Nucleo-Idioplasma in bestimmter Weise ernähren. Dadurch tritt das Cytoplasma in Gestaltungsvorgänge ein, welche die specifische Form des betreffenden Organismus bedingen. Diese Form-Gestaltung des Cyto-Idioplasmas steht unter dem regulirenden Einfluss der Zellkerne." Die Zellkerne sind es also, „welche die specifische Entwicklungsrichtung in den Organismen bestimmen".

Eine entschiedene und werthvolle Bestätigung dieser aus den neuen Beobachtungen über die Befruchtung gewonnenen Ansicht, dass die Kerne es sind, welche der Zelle ihren specifischen Stempel aufdrücken, haben inzwischen die Versuche über Regeneration der Infusorien geliefert, welche gleichzeitig von M. Nussbaum[1]) in Bonn und von A. Gruber[2]) auf dem hiesigen zoologischen Institut angestellt wurden. Die Angabe von Nussbaum, dass ein künstliches Theilstück von Paramaecium, welches keine Kernsubstanz enthält, sofort abstirbt, darf zwar nicht verallgemeinert werden, da Gruber solche kernlose Stücke andrer Infusorien einige Tage am Leben erhielt. Ueberdies war ja durch ihn bekannt, dass auch ganz lebensfrische Individuen von Protozoen vorkommen, die den der Art sonst zukommenden Kern nicht besitzen. Was aber die Bedeutung des Kerns klar legt, das ist die von Gruber festgestellte, inzwischen publicirte Thatsache, dass solche kernlose, künstliche Theilstücke eines Infusoriums sich nicht wieder regeneriren, während dies kernhaltige Stücke immer thun. Also nur unter dem Einfluss des Kerns nimmt die umzubildende Zellsubstanz wieder den vollen Arttypus an. Wir stehen somit mit dieser Auffassung des Kerns, als des bestimmenden Factors des specifischen Wesens der Zelle auf einem von allen Seiten her gesicherten Boden, von dem aus sich wohl weiter vordringen lässt.

Wenn nun also der erste Furchungskern die gesammten ererbten Entwicklungstendenzen des neu zu bildenden Individuums in seiner Molekülarstructur enthält, so kann

[1]) M. Nussbaum, Sitzungsber. niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde, 15. Dec. 1884.

[2]) A. Gruber, Biol. Centralblatt Bd. IV, No. 23 u. V, No. 5.

dieses doch nur dadurch wirklich sich entwickeln, dass während der Furchung und den ihr nachfolgenden Zelltheilungen das Nucleoplasma bestimmte und verschiedenartige Veränderungen eingeht, die eine Ungleichheit der betreffenden Zellen zur Folge haben müssen; denn identisches Nucleoplasma bedingt ceteris paribus auch identische Zellkörper und umgekehrt, die Thatsache also, dass der Embryo in der einen Richtung stärker wächst, als in der andern, dass seine Zellschichten von ganz verschiedner Natur sind und sich noch später zu verschiednen Organen und Geweben differenziren, verlangt den Rückschluss, dass auch die Kernsubstanz verschieden geworden ist, dass sie sich also in regelmässiger, gesetzmässiger Weise während der Ontogenese verändert. Das ist denn auch Strasburger's Ansicht, überhaupt muss es heute die Ansicht eines Jeden sein, der die Entwicklung der Anlagen nicht aus vorgebildeten Keimchen, sondern aus dem molekülaren Bau des Keimplasmas herleitet.

In welcher Weise und durch welche Kräfte ändert sich aber das bestimmende Plasma oder Nucleoplasma im Laufe der Ontogenese? Das ist die bedeutungsvolle Frage, von deren Beantwortung die weiteren Folgerungen abhängen. Die einfachste Annahme wäre die, dass sich bei jeder Kerntheilung das specifische Plasma des Kerns in zwei ihrem Wesen nach ungleiche Hälften theilte, so dass dann auch der Zellkörper, dessen Charakter ja durch den Kern bestimmt wird, umgeprägt würde. So würden z. B. die zwei ersten Furchungskugeln bei irgend einem Metazoon sich so verändern, dass die eine nur die Vererbungstendenzen des Entoderms, die andre die des Ektoderms enthielte und dass später also — wie dies ja thatsächlich vorkommt — aus der einen nur die Zellen des

Entoderms, aus der andern nur die des Ektoderms hervorgingen. Im Laufe der weiteren Theilungen würde dann die Urektodermzelle ihr Kernplasma wieder ungleich theilen, z. B. in das die erblichen Anlagen des Nervensystems enthaltende und in das die Anlagen der äussern Haut enthaltende Kernplasma. Aber auch damit wäre das Ende der ungleichen Kerntheilungen noch lange nicht erreicht, sondern in der Anlage des Nervensystems sonderten sich im Laufe weiterer Zelltheilungen die Kernsubstanzen, welche die Vererbungstendenzen der Sinnesorgane enthalten, von denjenigen, welche die Vererbungstendenzen der Centralorgane enthalten u. s. f. bis zur Anlage aller einzelnen Organe und der Ausbildung der feinsten histologischen Differenzirungen. Das Alles ginge vor sich in völlig gesetzmässiger Weise, genau so, wie es bei einer sehr langen Reihe von Vorfahren auch gegangen ist, und das Bestimmende und Richtende dabei wäre einzig und allein die Kernsubstanz, das Kernplasma, welches in der Keimzelle eine solche Molekülarstructur besässe, dass mit Nothwendigkeit alle andern Folgezustände der Molekülarstructur der nachfolgenden Stadien der Kernsubstanzen daraus hervorgehen müssten, sobald die dafür erforderlichen äussern Bedingungen gegeben sind. Das ist ja auch nichts weiter als die Vorstellung von der ontogenetischen Entwicklung, welche auch bisher jeder nicht „evolutionistische“ Embryolog gehabt hat — nur mit Verlegung des bewirkenden Kraftcentrum in die Kernsubstanz.

Einer solchen Auffassung stehen aber — so scheint es — die Erfahrungen, welche man bei der indirecten Kerntheilung gemacht hat, entgegen, denn diese lehren, dass jede Mutter-Kernschleife der sog. „Kernplatte“ ihre Substanz der Länge nach spaltet und dass dabei die einzelnen

färb- und sichtbaren Theilstücke der Schleife genau in zwei gleiche Hälften getheilt werden. Jeder Tochterkern erhält auf diese Weise gleichviel davon, und die beiden aus einer Kerntheilung hervorgehenden Tochterkerne können also — so scheint es — *nicht verschieden, sie müssen vollkommen identisch sein.* So schliesst wenigstens *Strasburger* und betrachtet diese Identität der beiden Tochterkerne als eine fundamentale Thatsache, an der nicht weiter zu rütteln ist, der man vielmehr seine Erklärungsversuche anzupassen hat. Wie soll aber dann die allmälige Umwandlung der Kernsubstanzen zu Stande kommen, die doch nothwendig stattfinden *muss*, wenn die Kernsubstanz wirklich das Bestimmende bei der Entwicklung ist? *Strasburger* sucht sich damit zu helfen, dass er die Ungleichheiten der Tochterkerne, die ja auch er nothwendigerweise annehmen muss, aus *ungleicher Ernährung* hervorgehen, sie also erst nachträglich entstehen lässt, nachdem die Theilung von Kern und Zelle bereits erfolgt ist. Dagegen ist aber einzuwenden, dass — wie *Strasburger* selbst gewiss völlig einwurfsfrei darlegt — der Kern vom Zellkörper ernährt wird, dass somit die Zellkörper der beiden identischen Tochterkerne *von vornherein verschieden sein müssen*, wenn sie ihre Zellkerne in verschiedner Weise beeinflussen sollen. Wenn nun aber der Kern das Wesen der Zelle bestimmt, so können zwei identische, aus einer Mutterzelle durch Theilung entstandne Tochterkerne keine ungleichen Zellkörper haben, ihre Zellkörper müssen vielmehr gleich sein! — Da nun aber thatsächlich die Zellkörper zweier Tochterzellen häufig sehr verschieden in Grösse, Aussehen und weiteren Entwicklungsstufen sind, so geht schon allein daraus hervor, dass *die Kerntheilung in solchen Fällen eine ungleiche*

sein muss. Der Kern muss die Fähigkeit besitzen, sich hier in Kernsubstanzen von verschiedner Qualität zu spalten — das scheint mir ein unabweislicher Schluss. Strasburger hat hier wohl die Sicherheit der Beobachtung überschätzt. Gewiss ist die von Flemming entdeckte, von Balbiani und Pfitzner weiter analysirte Längsspaltung der Kernschleifen eine Thatsache von grosser, ja geradezu fundamentaler Bedeutung, die besonders durch die in vorigem Jahr nachfolgenden Beobachtungen van Beneden's über den Befruchtungsvorgang bei Ascaris einen klareren und bestimmteren Sinn erhalten hat, als man ihr zunächst beilegen konnte. Sie beweist einmal, dass der Kern sich stets in zwei der Masse nach gleiche Theile zerlegt, und weiter, dass bei jeder Kerntheilung gleich viel Kernsubstanz vom Vater wie von der Mutter jedem Tochterkern zukommt, aber sie beweist, meines Erachtens wenigstens, durchaus nicht, dass dabei die Qualität des elterlichen Kernplasmas auf beiden Seiten stets die gleiche sein müsse. Freilich sieht es so aus, und wenn wir die Darstellung des günstigsten Objectes, welches bis jetzt dafür bekannt geworden ist, ins Auge fassen, nämlich den Befruchtungsvorgang des Ascaris-Eies, wie ihn van Beneden dargestellt hat, so machen die beiden Längs-Hälften einer Schleife einen fast identischen Eindruck (vergl. z. B. a. a. O. Pl. XIXter Fig. 1, 4 u. 5); allein man darf doch nicht vergessen, dass das, was wir da sehen, nicht die Molekülarstructur des Kernplasmas ist, sondern nur ein im Verhältniss zu ihrer Complicirtheit sehr roher und grober Ausdruck ihrer Massen. Unsre stärksten und besten Linsen reichen grade hin, die Gestalt der einzelnen färbbaren Körner einer zur Theilung sich anschickenden Schleife zu erkennen, sie erscheinen uns kugelähnlich und später nach der Theilung

zuerst halbkugelähnlich. Diese Körner, die sog. Mikrosomen sind aber nach Strasburger nicht einmal die eigentliche wirksame Kernsubstanz, sondern nur Nahrung für die zwischen ihnen gelegene, nicht färbbare und deshalb auch nicht deutlich sichtbare eigentliche Kernsubstanz! Aber seien sie auch das wirkliche Idioplasma, so würde uns doch ihre Theilung in zwei genau gleich grosse Hälften keinerlei Aufschluss über die Gleichheit oder Ungleichheit in der Beschaffenheit dieser beiden Hälften geben, vielmehr nur über das Massenverhältniss derselben. Aufschluss über die Qualität der Molekülarstructur der beiden Hälften können wir nur durch ihre Wirkungen auf den Zellkörper erhalten, und diese lehren uns eben, dass die Körper zweier Tochterzellen häufig der Grösse und Qualität nach verschieden sind.

Der Punkt ist zu wichtig, um ihn nicht noch durch einige Beispiele zu illustriren. Die sog. Richtungskörper, von denen später noch genauer gehandelt werden soll, welche so viele thierische Eier bei ihrer Reifung von sich abschnüren, sind Zellen, wie zuerst Bütschli bei Nematoden nachwies; es ist ein Zelltheilungsprocess, der mit einer gewöhnlichen indirecten Kerntheilung meist[1]) von ganz typischer Form einhergeht. Wer trotz der Beobachtungen von Fol und Hertwig daran zweifeln möchte, den könnte ein Blick auf die leider zu wenig bekannten Abbildungen überzeugen, welche Trinchese[2]) von diesem

[1]) Eine Ausnahme von dem gewöhnlichen Typus macht das Ei von Ascaris nach den Beobachtungen von Nussbaum und von van Beneden, doch geht Letzterer wohl zu weit, wenn er aus der geknickten Figur der Richtungsspindel schliesst, dass es sich hier um einen von der gewöhnlichen Kerntheilung ganz verschiedenen Vorgang handle.

[2]) Trinchese, „I primi momenti dell' evoluzione nei molluschi". Roma 1880.

Process bei den Eiern gewisser Nacktschnecken gegeben hat. Die Eier z. B. von Amphorina coerulea bieten der Beobachtung ausserordentlich günstige Verhältnisse, indem sie nicht nur ganz durchsichtig sind, sondern auch der grosse und deutliche Eikern sich durch Farbenunterschied vom grünen Zellplasma abhebt. Bei diesen Eiern nun bilden sich zwei Richtungszellen hintereinander, deren jede sich sofort noch einmal theilt, so dass dann vier Richtungszellen dem Eipol aufliegen. Warum gehen nun diese vier Zellen zu Grund, während der im Dotter zurückbleibende Eikern sich mit dem Spermakern copulirt und mit Benutzung des Eikörpers zum Embryo wird? Offenbar doch deshalb, weil die Natur der Richtungszelle eine andre ist, als die der Eizelle. Da nun aber das Wesen der Zelle durch die Qualität des Kerns bestimmt wird, so muss diese Qualität vom Moment der Kerntheilung an verschieden sein. Das zeigt sich ja auch schon darin, dass überzählig ins Ei eingedrungene Spermazellen sich niemals um die Richtungszellen kümmern. Man könnte etwa in Strasburger's Sinn einwerfen, dass die verschiedne Qualität der Kerne hier durch die sehr verschiedne Menge von Cytoplasma, welches sie umhüllt und ernährt, hervorgerufen werde — aber einestheils muss die Kleinheit des Zellkörpers der meisten Richtungskörper doch einen Grund haben, und dieser Grund kann wieder nur in der Natur des Kerns liegen, und andrerseits ist die Masse des Zellkörpers grade bei den Richtungskörpern dieser Schnecke nicht nur ebenso gross, sondern eher grösser, als die den Eikern umgebende grüne Zellplasmakugel! Die Verschiedenheit der Richtungskörper von der Eizelle kann somit nur darin liegen, dass die Richtungsspindel bei ihrer Theilung zwei qualitativ verschiedne Tochterkerne liefert.

Warum sollten denn auch die Mikrosomen-Kugeln der Kernschleifen — falls diese das Idioplasma wären – sich nicht in der Form und Gestalt nach gleiche, der Qualität nach aber ungleiche Hälften theilen können? Sehen wir doch auch bei manchen Eizellen ganz dasselbe vor sich gehen; die zwei ersten Furchungskugeln des Regenwurm-Eies sind nach Grösse und Gestalt ganz gleich und dennoch wird aus der einen das Entoderm, aus der andern das Ektoderm des Embryo.

Ich glaube deshalb, dass wir der Annahme nicht entgehen können, dass bei der indirecten Kerntheilung ebensowohl eine Theilung in der Beschaffenheit nach ungleiche, als in gleiche Hälften vorkommen kann, und dass es davon abhängt, ob die dabei entstehenden Tochterzellen von gleicher oder von ungleicher Art sind. Somit wird also während der Ontogenese eine schrittweise Umwandlung der Kernsubstanz, die mit Nothwendigkeit und Gesetzmässigkeit aus ihrer eignen Natur hervorgeht, stattfinden müssen, und ihr parallellaufend werden auch die Zellkörper ihren ursprünglichen Charakter allmälig ändern.

Welcher Art nun diese Veränderungen der Kernsubstanz sind, lässt sich zwar im Genaueren nicht angeben, im Allgemeinen aber ganz wohl erschliessen. Wenn wir mit Nägeli annehmen dürfen, dass die molekülare Structur des Keim-Idioplasmas oder nach unsrer Ausdrucksweise des „Keimplasmas“ um so complicirter sein muss, je complicirter der Organismus ist, der sich daraus entwickelt, so wird auch der weitere Satz Billigung finden, dass die molekülare Structur der Kernsubstanz um so einfacher sein muss, je weniger differente Gebilde daraus hervorgehen sollen, dass also die Kernsubstanz der vorhin er-

wähnten, das gesammte Ektoderm potentia in sich enthaltende Furchungszelle des Regenwurms eine verwickeltere Molekülarstructur besitzt, als die Kernsubstanz z. B. einer Epidermiszelle oder Nervenzelle. Man wird dies zugeben, wenn man sich vergegenwärtigt, dass in der molekülaren Structur des Keimplasmas alle Einzelheiten des gesammten Organismus durch irgend eine specielle und eigenthümliche Anordnung der Molekülargruppen (Micelle Nägeli's) enthalten sein müssen, und nicht nur die sämmtlichen quantitativen und qualitativen Charaktere der Art, sondern auch alle individuellen Variationen, soweit dieselben erblich sind. Das Grübchen im Kinn mancher menschlicher Familien, die physische Ursache aller noch so unscheinbaren erblichen Gewohnheiten, die vererbbaren Talente und sonstigen Geistesanlagen, sie alle müssen in der winzigen Quantität von Keimplasma, welches der Kern einer Keimzelle birgt, enthalten sein, — nicht als vorgebildete Anlagen (Keimchen der Pangenesis), wohl aber als Abweichungen in der Molekülarstructur; wäre dies nicht möglich, so könnten auch solche Charaktere nicht vererbt werden. Nun hat uns ja Nägeli in seinem an anregenden Gedankenfolgen überaus reichen Buch gezeigt, dass in der That auch in einem Volumen von einem Tausendstel Kubikmillimeter noch eine so enorme Zahl (400 Millionen) von Micellen angenommen werden dürfen, dass für die verschiedenartigsten und complicirtesten Anordnungen derselben die Möglichkeit gegeben ist. Es muss also das Keimplasma in den Keimzellen eines bestimmten Individuums einer Art durch irgend welche noch so geringfügige Verschiedenheiten seiner Molekülarstructur sich von dem eines andern Individuums unterscheiden, während sich das Keimplasma der Art wiederum von dem Keimplasma aller andern Arten unterscheiden muss.

Diese Erwägungen lassen auf eine ausserordentlich hohe Complication der Molekülarstructur des Keimplasmas aller höheren Thiere schliessen und sie machen es wohl zugleich einleuchtend, dass diese Complication während der Ontogenese schrittweise abnehmen muss, in dem Maasse, als die Anlagen, welche aus einer Zelle noch hervorzugehen haben und deren molekülarer Ausdruck das Kernplasma ist, weniger an Zahl werden. Man wird mir nicht eine Art von Einschachtelungstheorie vorwerfen wollen; ich meine nicht, dass vorgebildete Anlagen im Plasma der Kerne enthalten sind, die nun nach rechts und links hin während des Aufbaus der Organe abgegeben werden, so dass ihrer immer weniger werden im einzelnen Kern, je weiter die Entwicklung voranschreitet, ich meine vielmehr, dass die Complicirtheit der Molekülarstructur abnimmt in dem Maase, als die Entwicklungs-Möglichkeiten, deren Ausdruck die Molekülarstructur des Kerns ist, an Zahl abnehmen. Das Plasma, welches noch zu hundert verschiednen Plasma-Modificationen durch verschiedne Gruppirung seiner Theilchen die Möglichkeit enthält, muss zahlreichere Arten und eine complicirtere Anordnung solcher Theilchen enthalten, als das Kernplasma, welches nur noch den Charakter einer einzigen Zellenart zu bestimmen hat. Zur Noth lässt sich der Vorgang der Kernplasma-Entwicklung während der Ontogenese mit einer Armee vergleichen, die aus mehreren Armeekorps zusammengesetzt ist, von denen jedes wieder seine eigenartigen Divisionen u. s. w. hat. Die ganze Armee ist das Kernplasma der Keimzelle; bei der ersten Zelltheilung, in die Urzelle des Ekto- und des Entoderms etwa, trennen sich die beiden ähnlich zusammengesetzten, aber doch verschiedne Entfaltungs-

Möglichkeiten enthaltenden Armeecorps, bei den folgenden Theilungen werden die Divisionen detachirt, bei späteren die Brigaden, Regimenter, Bataillone, Compagnien u. s. w., und in dem Maasse, als die Truppenkörper einfacher werden, verringert sich auch ihr Wirkungskreis, ihre Actionssphäre. Freilich hinkt das Gleichniss nach zwei Seiten, indem einmal nicht die Masse des Kernplasmas abnimmt, sondern nur seine Complication, und indem zweitens die Kraft einer Armee in erster Linie immer von ihrer numerischen Stärke und nicht von der Complicirtheit ihrer Zusammensetzung abhängt. Auch wird man sich nicht vorstellen dürfen, dass bei den ungleichen Kerntheilungen einfach eine Theilung der Molekülarstructur stattfinde, wie das Herausziehen eines Regiments aus der Brigade, sondern die Molekülarstructur des Mutterkerns wird sich so verändern, dass eine, oder dass beide Theilhälften eine neue Structur erhalten, die früher noch gar nicht dagewesen war.

Meine Vorstellung von dem Verhalten des Idioplasmas in der Ontogenese unterscheidet sich von der Nägeli's nicht etwa blos darin, dass dieser nur Veränderungen desselben in seinen „Spannungs- und Bewegungszuständen zulässt, sondern darin, dass derselbe sich das Idioplasma aus „Anlagen" zusammengesetzt denkt. Offenbar hängt dies aufs genaueste zusammen mit seiner Vorstellung von der Einheit des Idioplasma-„Netzes" im ganzen Körper und er würde vielleicht auch zu einer andern Auffassung gekommen sein, wenn ihm schon die Thatsache vorgelegen hätte, dass das Idioplasma nur in den Kernen zu suchen ist. Seine Auffassung der Ontogenese geht am besten aus folgender Stelle hervor: „Sobald die ontogenetische Entwicklung beginnt, so werden die das erste Entwicklungsstadium bewirkenden Micellreihen im

Idioplasma thätig. Das active Wachsthum dieser Reihen veranlasst zwar ein passives Wachsthum der übrigen Reihen, und eine Zunahme des ganzen Idioplasmas vielleicht auf ein Mehrfaches. Aber die beiden Wachsthumsintensitäten sind ungleich, und die Folge davon ist eine steigende Spannung, welche nothwendig und je nach Zahl, Anordnung und Energie der activen Reihen, früher oder später die Fortdauer des Processes zur Unmöglichkeit macht. Actives Wachsthum und Erregung gehen nun in Folge der Gleichgewichtsstörung in die nächste Anlagegruppe, welche die als Reiz wirkende Spannung am stärksten empfindet, über, und dieser Wechsel wiederholt sich, bis alle Anlagegruppen durchlaufen sind und die ontogenetische Entwicklung mit dem Stadium der Fortpflanzung auch wieder bei dem ursprünglichen Keimstadium anlangt."

Nägeli lässt also die verschiednen Stadien der Ontogenese aus der Thätigkeit bestimmter Parthien des Idioplasmas hervorgehen; bestimmte „Micellreihen des Idioplasmas" stellen die „Anlage" bestimmter Bildungen im Organismus dar, und indem eine solche Anlage in „Erregung" geräth, bringt sie die betreffende Bildung zu Stande. Ich gestehe, dass ich in dieser Vorstellungsweise doch immer noch eine Aehnlichkeit mit der Pangenesis-Theorie Darwin's sehe, die „Anlagen" und „Anlagen-Gruppen" Nägeli's sind die allerdings ungemein verfeinerten „Keimchen" der Pangenesis, die in Thätigkeit treten, wenn ihre Reihe gekommen ist, wie Darwin sagt, oder wenn sie in „Erregung" gerathen, wie Nägeli sagt. Wenn eine „Anlagengruppe" durch ihr „actives Wachsthum" oder ihre „Erregung ein gleiches actives Wachsthum oder eine gleiche Erregung in der folgenden Gruppe herbeigeführt hat, so kann die erstere Gruppe mit diesem

Uebergang zur Ruhe gelangen, oder sie kann neben ihrem Nachfolger noch längere oder kürzere Zeit thätig bleiben. Ihre Erregung kann selbst eine unbegrenzte Dauer annehmen, wie dies bei der Laubblattsprossbildung vieler Pflanzen der Fall ist."

Man sieht, dass die ganze Vorstellung Nägeli's aufs innigste verwachsen ist mit der Annahme einer Einheit des gesammten Idioplasmas durch den Organismus hindurch. Nur dann kann bald diese, bald jene Parthie des Idioplasmas in Erregung gerathen und nun die ihr entsprechenden Organe zur Ausführung bringen. Sobald wir annehmen müssen, dass das Idioplasma, welches in einem Organismus enthalten ist, nicht ein direct zusammenhängendes Ganzes darstellt, sondern aus Tausenden einzelner Kernplasmen sich zusammensetzt, welche erst durch Vermittlung der Zellkörper in Beziehung treten, so müssen wir statt idioplasmatischer „Anlagen" sagen: „ontogenetische Entwicklungsstufen des Idioplasmas". Die verschiedenen Varietäten des Nucleoplasmas, wie sie in der Ontogenese entstehen, stellen gewissermaassen solche Anlagen dar, indem sie vermöge ihrer molekülaren Beschaffenheit die Zellkörper, welche sie beherrschen, zu einer specifischen Beschaffenheit bestimmen und ebenso die Kern- und Zellfolgen, welche unter bestimmten Umständen aus ihnen hervorgehen können.

Nur in diesem Sinn könnte ich von Anlagen reden. Sonst aber kann ich mir nicht vorstellen, dass bestimmte Anlagen im Sinne Nägeli's im Idioplasma enthalten sein könnten. Wohl darf man vermuthen, dass z. B. das Idioplasma des Furchungskerns sich nicht sehr stark vom Idioplasma der zweiten ontogenetischen Stufe den beiden folgenden Furchungskerne unterscheiden wird,

vielleicht werden nur einzelne „Micellreihen“ verschoben oder irgendwie anders geordnet. Aber diese Micellreihen sind deshalb noch nicht die „Anlage“ des zweiten Stadiums gewesen, sondern die zweite ontogenetische Stufe des Idioplasmas unterscheidet sich von der ersten eben durch eine um Weniges verschiedne Configuration der Molekülarstructur. Diese Structur bedingt wiederum unter normalen Entwicklungsverhältnissen die Veränderung zu den verschiedenen Molekülarstructuren des Idioplasmas der dritten Stufe u. s. w.

Man wird meiner oben versuchten Beweisführung, dass das Idioplasma der verschiednen ontogenetischen Stufen eine immer einfachere Molekülarstructur annehmen müsse, vielleicht entgegenhalten, dass sie mit dem biogenetischen Grundgesetz nicht stimme. Die Organisation der Arten hat doch im Laufe der Phylogenese im Ganzen an Complicirtheit ungemein zugenommen; wenn nun in der Ontogenese die phyletischen Stadien durchlaufen werden, so müsste doch — so scheint es — die Structur des Idioplasmas im Lauf der Ontogenese immer verwickelter werden, nicht aber immer einfacher. Dagegen ist aber zu erwägen, dass die Complicirtheit des ganzen Organismus sich nicht durch die Molekülarstructur des Idioplasmas eines einzelnen Zellkerns darstellt, sondern dass man dazu die Idioplasmen sämmtlicher gleichzeitig vorhandener Zellkerne des Körpers zusammenzählen müsste. Die Keimzellen, d. h. das Keimkern-Idioplasma muss allerdings um so complicirter sein, je complicirter der Organismus ist, der daraus hervorgehen soll, die einzelnen Kernplasmen der ontogenetischen Stufen aber können relativ viel einfacher sein, ohne dass dadurch das gesammte Idioplasma des ganzen Organismus an Complication verlöre, weil eben

nur alle Kernplasmen zusammengerechnet den Ausdruck der betreffenden Entwicklungsstufe geben.

Wenn nun also angenommen werden muss, dass der molekülare Bau des Kernplasmas im Laufe der Ontogenese immer einfacher wird, in dem Maasse, als dasselbe immer weniger verschiedne Entfaltungs-Möglichkeiten in sich zu enthalten braucht, so müssen die definitiven Gewebezellen, Muskel-, Nerven-, Sinnes-, Drüsenzellen den relativ einfachsten molekülaren Bau ihres Kernplasmas besitzen, da aus ihnen keine neue Modification von Kernplasma mehr hervorgeht, da vielmehr solche Zellen, wenn sie sich überhaupt fortpflanzen, nur noch ihres Gleichen erzeugen.

Damit bin ich wieder an der Frage angelangt, auf welche es mir vor Allem anzukommen scheint: wie entstehen die Keimzellen im Organismus, wie ist es möglich, dass aus dem Kernplasma der Zellen des Körpers, welches doch durch stete Vereinfachung seiner Molekülarstructur seine Fähigkeit, den ganzen Körper hervorzubringen, längst verloren hat, sich wieder das Kernplasma der Keimzelle hervorbildet mit seiner alle specifischen und individuellen Eigenschaften potentia enthaltenden, unendlich complicirten Molekülarstructur? Ich gestehe, dass mir dies ganz undenkbar vorkommt, ich sehe nicht ein, welche Kraft es zu Wege bringen sollte, das gewissermassen auf eine einzige Zellart vereinfachte, specialisirte Kernplasma der somatischen Zellen — und aus solchen besteht ja der gesammte Organismus nach Abrechnung der Fortpflanzungszellen — wieder in das generelle Keimplasma zurückzuverwandeln.

Diese Schwierigkeit ist auch von Andern schon gefühlt worden. Ich habe schon oben auf die Ansicht von Nuss-

baum[1]) hingewiesen, der von dem Gedanken ausging, dass Zellen, die bereits für eine specielle Function differenzirt sind, nicht wohl zu Geschlechtszellen mehr sich umwandeln können, und daraus dann weiter ableitete, dass die Geschlechtszellen sich „zu einer sehr frühen Zeit — vor jeder histologischen Differenzirung — in der embryonalen Anlage" von den übrigen Zellen schon absondern müssten. Valaoritis[2]) wurde durch denselben Gedanken, die Umwandlung histologisch differenzirter Zellen zu Geschlechtszellen sei unmöglich, zu der Annahme verleitet, die Geschlechtszellen der Wirbelthiere entstünden aus weissen Blutzellen, da er diese für möglichst wenig differenzirt ansah. Beide Ansichten sind nicht haltbar, die erstere deshalb nicht, weil thatsächlich die Sexualzellen aller Pflanzen und die der meisten Thiere nicht schon von vornherein sich von den somatischen Zellen absondern, die zweite aber deshalb, weil ihr die Thatsachen widersprechen, weil die Sexualzellen der Wirbelthiere eben nicht aus Blutzellen hervorgehen, sondern aus dem Keim-Epithel. Aber wenn das auch nicht sicher wäre, müsste man doch aus rein theoretischen Gründen behaupten, dass eine Umwandlung beliebiger Blutzellen zu Keimzellen nicht möglich sei, und zwar deshalb, weil es ein grosser Irrthum ist, diese Blutzellen für histologisch undifferenzirt und ihr bestimmendes Plasma für dem Keimplasma gleich zu erachten. Es gibt im Organismus überhaupt keine undifferenzirten Zellen in diesem Sinn, sie haben alle einen bestimmten Grad von Differenzirung, mag dieselbe nun eine eng begrenzte, einseitige,

---

[1]) Arch. mikr. Anat. Bd. XVIII u. XXIII.

[2]) Valaoritis, „Die Genesis des Thier-Eies". Leipzig 1882.

oder eine mehr vielseitige sein, vor Allem liegen sie alle ohne Ausnahme weit von der Eizelle ab, die ihnen den Ursprung gab, sind alle durch zahlreiche Zellgenerationen von ihr getrennt. Das heisst aber nichts Anderes, als dass ihr Idioplasma weit abweicht in seiner Beschaffenheit von dem der Eizelle, vom Keimplasma. Schon die Kerne der zwei ersten Furchungskugeln können nicht dasselbe Idioplasma enthalten, welches der Furchungskern enthielt, geschweige denn irgend eine der später entstehenden Embryonalzellen. Nothwendigerweise muss sich die Beschaffenheit des Idioplasmas im Laufe der embryonalen Entwicklung immer weiter von der des Furchungskerns entfernen, nur die des Furchungskerns ist aber Keimplasma, d. h. enthält die Structur, aus deren Wachsthum wieder ein ganzer Organismus hervorgehen kann. Es scheint freilich, als ob Manche es für selbstverständlich halten, dass jede „embryonale" Zelle den ganzen Organismus unter günstigen Verhältnissen wieder hervorbringen könne; genauere Ueberlegung ergibt aber, dass dazu nicht einmal diejenigen Embryonalzellen im Stande sein können, die dem Ei noch am nächsten stehen: die beiden ersten Furchungszellen. Man braucht nur daran zu denken, dass in manchen Fällen aus der einen derselben das Ektoderm des Thieres, aus der andern das Entoderm hervorgeht, um eine solche Annahme fallen zu lassen und zuzugeben, dass das Idioplasma schon der beiden ersten Embryonalzellen verschieden sein muss und nicht mehr die Fähigkeit besitzen kann, aus sich allein den ganzen Organismus zu erzeugen. Wenn aber die dem Ei noch am nächsten stehenden Zellen dies nicht vermögen, wie sollte es eine der späteren Embryonalzellen vermögen, oder gar irgend welche Zellen des ausgebildeten Thier-

leibs? Man spricht ja allerdings oft genug von Zellen „von embryonalem Charakter“ und erst kürzlich hat von Kölliker[1]) eine ganze Liste solcher Zellen gegeben, worunter sich Osteoblasten, Knorpelzellen, lymphoide Zellen, Bindesubstanzzellen befinden; aber gesetzt, diese Zellen verdienten wirklich diese Bezeichnung, was nützte dies zur Erklärung der Keimzellen-Bildung, da doch ihr Idioplasma weit verschieden sein muss von dem einer Keimzelle?

Es ist eine Täuschung, wenn man glaubt, irgend Etwas von der Bildung der Keimzellen begriffen zu haben, wenn man auf die Zellen von „embryonalem Charakter“ hinweist, die im Körper des reifen Organismus enthalten sein sollen. Ich weiss wohl, dass es Zellen von sehr scharf ausgeprägter histologischer Differencirung gibt und solche von sehr schwach ausgeprägter; die Schwierigkeit aber, Keimzellen aus ihnen entstehen zu lassen, ist bei den letzteren um gar Nichts geringer als bei den ersteren; sie enthalten beide Idioplasma von anderer Beschaffenheit als die Keimzelle, und ehe nicht erwiesen wird, dass „somatisches“ Idioplasma überhaupt rückverwandelt werden kann in Keim-Idioplasma, haben wir kein Recht, aus einer von ihnen Keimzellen entstehen zu lassen.

Dasselbe gilt auch für die eigentlichen „embryonalen“ Zellen, d. h. die Zellen des Embryo, und aus diesem Grunde erscheinen mir jetzt jene Fälle von frühzeitiger Trennung der Sexualzellen von den somatischen Zellen, wie ich sie wiederholt als Hinweise auf die Continuität des Keimplasmas geltend machte, an und für sich nicht mehr von so entscheidender Bedeutung, wie zu der Zeit, als wir über die Localisation des Idioplasmas in den Kernen noch nicht

[1]) Kölliker, „Die Bedeutung der Zellkerne“ etc. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 42.

im Klaren waren. In den meisten dieser Fälle sondern sich nämlich die Keimzellen nicht schon im Beginn der Embryogenese von den übrigen Zellen, sondern erst in ihrem ferneren Verlauf. Nur die Polzellen der Dipteren machen davon eine Ausnahme. Wie Robin[1]) und ich selbst[2]) vor langer Zeit schon nachwiesen, sind sie die ersten Zellen, welche sich überhaupt im Ei bilden, und nach späteren Beobachtungen von Mecznikow[3]) und Balbiani[4]) werden sie zu den Sexualdrüsen des Embryos. Hier liegt also wirkliche directe Continuität des Keimplasmas vor; aus dem Kern der Eizelle gehen direct die Kerne der Polzellen hervor, und Nichts steht der Annahme im Wege, dass die Letzteren das Idioplasma des Furchungskerns unverändert übernehmen und mit ihm die Vererbungstendenzen, deren Träger es ist. In allen andern Fällen aber gehen die Keimzellen durch Theilung späterer Embryonalzellen hervor, und da diese selbst einer späteren ontogenetischen Stufe des Idioplasmas angehören, so kann hier eine Continuität des Keimplasmas nur dann gefolgert werden, wenn man mit mir annimmt, dass ein kleiner Theil des Keimplasmas bei der Theilung des Furchungskerns unverändert und dem Idioplasma gewisser Zellfolgen beigemischt bleibt, und dass die Bildung wirklicher Keimzellen dadurch zu Stande kommt, dass im Verlauf dieser Zellfolgen und Zelltheilungen zu irgend einer Zeit Zellen gebildet werden, in denen das Keimplasma zur Herrschaft gelangt. Sobald man aber diese Annahme machen muss, ist es theoretisch ganz gleichgültig, ob das reservirte Keim-

---

[1]) Compt. rend. Tom. 54, p. 150.
[2]) Entwickl. d. Dipteren. Leipz. 1864.
[3]) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI, p. 389 (1866).
[4]) Compt. rend. 13. Nov. 1882.

plasma in der dritten, zehnten, hundertsten oder millionsten Zellgeneration zur Herrschaft gelangt. Deshalb sind jene Fälle früher Abtrennung der Keimzellen durchaus kein Beweis dafür, dass hier ein directer Zusammenhang der elterlichen und der kindlichen Keimzelle vorliegt, denn eine Zelle, deren Nachkommen zum Theil somatische Zellen werden, zum Theil Keimzellen, kann selbst die Natur einer Keimzelle noch nicht besitzen. Wohl aber kann sie Keim-Idioplasma mit sich führen und dadurch die Vererbungs-Substanz vom elterlichen auf den kindlichen Keim übertragen.

Will man aber diese Annahme nicht machen, dann bleibt Nichts übrig, als dem Idioplasma der verschiednen ontogenetischen Stufen die Fähigkeit zuzuschreiben, sich wieder in die erste Stufe, d. h. in Keimplasma zurückzuverwandeln. *Strasburger* lässt denn auch die Zellkerne (d. h. deren Idioplasma) sich im Laufe der Ontogenese verändern und am Schluss der Ontogenese wieder „zum Keimstadium zurückkehren“. Schon die blosse Wahrscheinlichkeitsrechnung spricht aber gegen eine solche Möglichkeit. Nehmen wir z. B. einmal an, das Idioplasma der Keimzelle, das Keimplasma werde durch 10 verschiedne Bestimmungsstücke definirt, von denen jedes wieder zwei Möglichkeiten darbiete, so wäre die Wahrscheinlichkeit, dass *eine bestimmte* Combination eintritt, gleich $\frac{1}{2}^{10} = \frac{1}{1024}$; das heisst, die Rückverwandlung eines somatischen Idioplasmas in Keimplasma wird unter 1024 Versuchen ein Mal gelingen, sie wird folglich *nie zur Regel werden können*. Nun leuchtet es aber ein, dass man für die complicirte Structur des Keimplasmas, welche die ganze Individualität des Erzeugers bis zur „Porträtähnlichkeit“ potentia in sich enthält, nicht

mit 10 Bestimmungsstücken ausreicht, sondern deren eine überaus grosse Anzahl setzen muss, und weiter, dass auch die Möglichkeiten der einzelnen Bestimmungsstücke viel grösser als 2 angenommen werden müssen nach der Formel $\frac{1^n}{p}$, wobei p die Möglichkeiten, n die Bestimmungsstücke sind. Wir bekommen dann also bei sehr mässiger Steigerung von p und n schon so geringe Wahrscheinlichkeiten, dass sie gradezu die Annahme einer Rückverwandlung somatischen Idioplasmas in Keimplasma ausschliessen.

Man wird mir einwerfen, dass in den Fällen frühzeitiger Trennung der Keimzellen von den somatischen Zellen diese Rückverwandlung viel wahrscheinlicher sei. Das wäre sie in der That, und es liesse sich Nichts gegen die Möglichkeit sagen, dass das Idioplasma der dritten Zellgeneration etwa den Schritt zum Keimplasma zurückthäte, obgleich natürlich mit der Möglichkeit noch keineswegs die Wirklichkeit solchen Geschehens bewiesen wäre. Allein wo sind die zahlreichen Fälle, in denen die Sexualzellen so früh schon sich sondern? wie selten trennen sich die Sexualzellen auch nur schon im Verlauf der eigentlichen Furchung des Eies? Bei Daphniden (Moina) geschieht dies im fünften Furchungsstadium,[1]) immerhin noch ungewöhnlich früh, aber doch erst, nachdem bereits sechs Mal das Idioplasma seine Molekülarstructur geändert hat; bei Sagitta[2]) erfolgt die Abtrennung erst zur Zeit der Einstülpung des Urdarms, d. h. nachdem bereits mehrere Hundert Embryonalzellen gebildet sind, nachdem also das Keimplasma seine Molekülarstructur 10 oder mehr Mal

---

[1]) Grobben, Arbeiten d. Wien. zool. Instituts. Bd. II, p. 203.
[2]) Bütschli, Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXIII, p. 409.

geändert hat. In den meisten Fällen aber erfolgt die Trennung viel später, und bei Hydroiden erst nach Hunderten oder Tausenden von Zellgenerationen, ebenso wie bei den höheren Pflanzen, wo ja die Erzeugung von Keimzellen ans Ende der Ontogenese fällt. Die Wahrscheinlichkeit einer Rückverwandlung irgend einer Art von somatischem Idioplasma zum Keimplasma wird hier unendlich klein.

Diese Erwägungen beziehen sich allerdings nur auf plötzliche, sprungweise Umwandlung des Idioplasmas. Liesse sich nachweisen, dass hier wirklich eine cyklische Entwicklung vorläge und nicht blos der Schein einer solchen, so wäre Nichts gegen die Rückverwandlung einzuwenden. Es ist nun zwar in neuester Zeit von Minot[1]) behauptet worden, alle Entwicklung sei cyklisch, dem ist aber offenbar nicht so, wie denn schon Nägeli hervorgehoben hat, dass es auch gradlinige Entwicklungsbahnen gibt, oder überhaupt solche, die nicht in sich zurücklaufen. Die phyletische Entwicklung der gesammten Organismenwelt gibt ein klares Beispiel für eine Entwicklung der letzteren Art. Denn wenn dieselbe auch noch lange nicht abgelaufen ist, so kann man doch voraussehen, dass sie niemals in der Weise umkehren wird, dass sie durch dieselben Phasen hindurch rückwärts wieder zu ihrem Anfangspunkt gelangte. Niemand wird für möglich halten, dass die heutigen Phanerogamen im Laufe der Erdgeschichte wieder alle Stadien ihrer phyletischen Entwicklung in rücklaufender Reihenfolge durchmachen und auf diese Weise wieder zur Form von einzelligen Algen und Moneren zurückkehren werden; oder dass die heutigen

---

[1]) „Science" Vol. IV, No. 90, 1884.

placentalen Säuger wieder zu Beutelsäugern, Monotremen, säugerartigen Reptilien u. s. w. bis schliesslich zu Würmern und Moneren herabsinken werden. Warum sollte aber, was in der Phylogenese unmöglich scheint, in der Ontogenese stattfinden können, und abgesehen davon, ob es möglich scheint oder nicht: wo sind die Beweise dafür, dass es stattfindet? Wenn sich zeigen liesse, dass vom Nucleoplasma jener somatischen Zellen, die sich z. B. bei den Hydroiden zu Keimzellen umwandeln, zahlreiche Entwicklungsstufen zurückführten zum Nucleoplasma der Keimzelle, so wäre das ein Beweis. Nun können wir ja allerdings die Differenzen in der Structur des Idioplasmas höchstens aus seinen Wirkungen auf den Zellkörper, nicht aber direct erkennen, aber auch der Zellkörper zeigt uns nichts Derartiges. Hat die Vorwärtsentwicklung so zahlreiche Stufen nöthig gehabt durch den Furchungsprocess, den ganzen Aufbau des Embryos hindurch u. s. w., so berechtigt Nichts zu der Annahme, dass die Rückwärtsentwicklung mit einem Sprunge geschehen könnte; es müssten also doch mindestens von jenen Gewebezellen von „embryonalem Charakter", die sich zu Urkeimzellen ausbilden, die Hauptphasen ihrer Ontogenie wieder rückwärts durchgemacht werden. Eine plötzliche Umwandlung des Nucleoplasmas einer somatischen Zelle zum Kernplasma der Keimzelle würde kaum ein grösseres Wunder sein, als die eines Säugers zu einer Amöbe. Von solchen Rückentwicklungsstufen ist nun aber Nichts zu erkennen, vielmehr — wenn wir von dem Aussehen der ganzen Zelle auf die Structur ihres Kern-Idioplasmas schliessen dürfen — geht die Entwicklung einer Urkeimzelle vom Moment ihrer erkennbaren Differenzirung an stetig vorwärts bis zur ausgeprägten männlichen oder weiblichen Geschlechtszelle hin.

Ich weiss wohl, dass von Strasburger gesagt wurde, bei der letzten Reifung der Geschlechtszellen „kehre die Substanz der Zellkerne wieder zu dem Zustand zurück, den sie zu Beginn der ontogenetischen Entwicklung besass“, aber das ist kein Beweis, sondern nur eine im Dienste der Theorie gemachte Annahme. Ich weiss auch wohl, dass Nussbaum und Andre bei der Bildung der Spermatozoen höherer Thiere auf einem gewissen Entwicklungsstadium eine rückläufige Entwicklung einsetzen lassen, aber selbst wenn diese Deutung richtig wäre, würde diese Rückwärtsentwicklung doch nur bis zur Urkeimzelle führen, würde also unerklärt lassen, wie das Idioplasma dieser Zelle sich nun weiter zu Keimplasma umwandelt; das wäre aber grade die Hauptsache, wenn man eben nicht mit mir die Annahme machen will, dass in ihr noch unverändertes Keimplasma enthalten ist. — Alle Versuche, eine solche Rückverwandlung somatischen Kernplasmas in Keimplasma wahrscheinlich zu machen, scheitern schliesslich an den Verhältnissen bei den Hydroiden, bei welchen von zahllosen sog. „embryonalen“ Zellen des Körpers nur ganz bestimmte die Fähigkeit haben, zu Urkeimzellen zu werden, die übrigen nicht.

Ich muss deshalb die Vorstellung, dass somatisches Kernplasma sich wieder rückwärts in Keimplasma umwandeln könnte, jene Vorstellung, die man etwa als „Kreislauf des Keimplasmas“ bezeichnen könnte, für irrig halten.

Dieselbe ist übrigens auch phylogenetisch begründet worden und zwar von Nägeli. Die phyletische Entwicklung der Organismen beruht nach seiner Auffassung auf einer stetigen, äusserst langsam erfolgenden und nur periodisch sichtbar werdenden Veränderung des Idioplasmas in der

Richtung grösserer Complicirtheit. Der Fortschritt von einer Stufe zur andern wird nun im Allgemeinen dadurch bedingt, dass „die allerletzte Anlage der Ontogenie, welche die Ablösung der Keime bedingt, auf der höheren Stufe um eine oder mehrere Zellgenerationen später eintritt". „Die allerletzte Anlage, welche die Ablösung der Keime bedingt, bleibt hierbei die nämliche und es wird nur unmittelbar vor derselben die Reihe der Entfaltungen verlängert". Ich glaube, dass hier Nägeli durch die ihm natürlich am stärksten sich aufdrängenden Verhältnisse bei den Pflanzen allzu ausschliesslich beeinflusst worden ist. Bei diesen, besonders bei den höheren Pflanzen werden freilich die Keimzellen gewissermassen am Ende der Ontogenese erst angelegt, bei den Thieren aber ist es in sehr zahlreichen, ja in den meisten Fällen nicht so; die Keimzellen werden vielmehr, wie mehrfach erwähnt, schon in der Embryogenese, zuweilen schon ganz im Anfang der Entwicklung von den Körperzellen getrennt, und es lässt sich deutlich erkennen, dass dies die ursprüngliche, phyletisch älteste Art der Keimzellenbildung gewesen sein muss. Soweit wir wenigstens bis heute die Thatsachen überblicken, findet die Anlage der Keimzellen nur dann erst nach der Embryogenese statt, wenn Stockbildung mit oder ohne Generationswechsel, oder aber Generationswechsel ohne Stockbildung stattfindet; aber auch in dem letzteren Fall nicht immer. Im Polypenstock bilden sich die Keimzellen erst in den späteren Generationen von Polypen, nicht schon in dem ersten, aus dem Ei entwickelten Begründer der Kolonie, ebenso in Siphonophorenstöcken, auch in manchen Fällen lang ausgezogener Metamorphose (Echinodermen) scheinen die Keimzellen erst spät zu entstehen, aber in vielen andern Fällen von Metamorphose (Insecten) entstehen

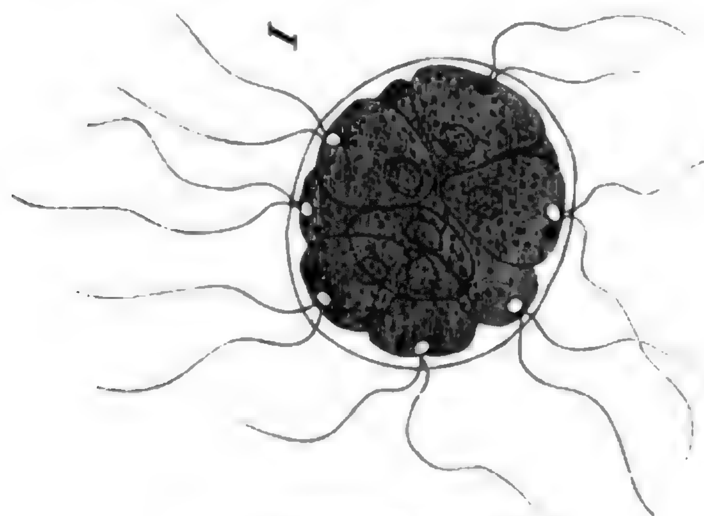
sie schon während der Embryogenese. Nun ist es aber klar, dass die phyletische Entstehung von Stöcken oder Cormen derjenigen einzelner Personen nachgefolgt sein muss, dass diese Letzteren uns also den ursprünglicheren Modus der Keimzellenbildung darstellen. Die Keimzellen sind somit ursprünglich nicht am Ende der Ontogenese entstanden, sondern am Anfang, gleichzeitig mit den Zellen, welche ich als die somatischen, die Körperzellen, ihnen gegenüber stelle.

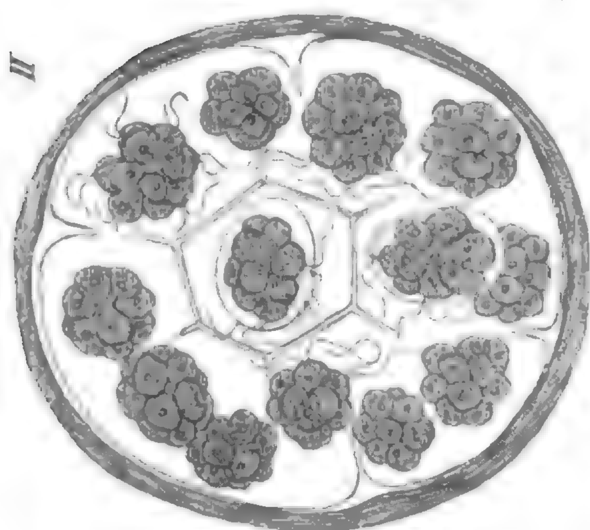
Dass dem so ist, lehren grade auch manche niedere Pflanzenformen oder doch chorophyllhaltige Organismen, und diese illustriren, wie mir scheint, vortrefflich die Vorstellung von der phyletischen Entstehung der Keimzellen, wie ich sie in meinen früheren Darstellungen zu geben versucht habe.

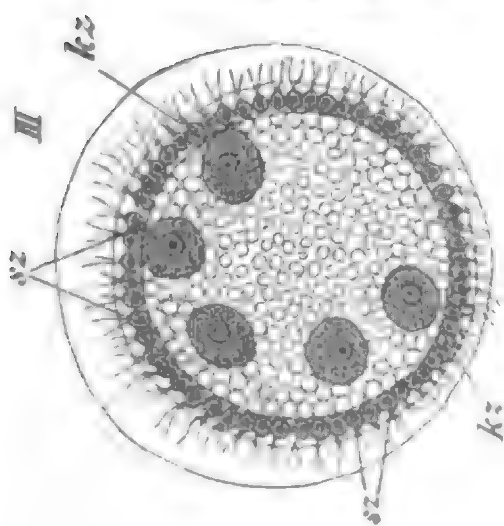
Die phyletische Entstehung der ersten Keimzellen fällt offenbar zusammen mit der der ersten durch Arbeitstheilung differenzirten vielzelligen Organismen[1]). Wenn man deshalb das genetische Verhältniss der Keimzellen zu den Körperzellen ergründen will, wird man sich nicht darauf beschränken dürfen, die bereits ausgebildeten und hoch differenzirten vielzelligen Bionten allein ins Auge zu fassen, sondern man wird die phyletischen Uebergangsformen zu Rathe ziehen müssen. Wir kennen ja neben den einzellebenden Einzelligen auch Colonien von Einzelligen, bei welchen jede der sie zusammensetzenden Zellen der andern gleich ist, morphologisch und physiologisch; jede ernährt sich, bewegt sich und jede vermag unter bestimmten Be-

[1]) Was man bei den Einzelligen als Keime bezeichnet, sind encystirte Individuen, die zuweilen zwar durch geringere Grösse, auch durch einfachere Bildung (Gregariniden) sich vom erwachsnen Bion unterscheiden, die aber die gleiche morphologische Individualitätsstufe darstellen, wie diese.

dingungen sich fortzupflanzen, d. h. eine Theilung einzugehen, welche zur Bildung einer neuen Colonie führt. Eine solche Homoplastide (Götte) ist z. B. die Volvocinen-Gattung Pandorina (Holzschnitt 1), eine kugliche Colonie







I. Pandorina morum nach Pringsheim, eine schwärmende Familie.
II. Eine solche in 16 Tochterfamilien getheilt; alle Zellen gleich.
III. Ein junges Individuum von Volvox minor nach Stein, noch umschlossen von der Hülle der Parthenogenidie. Die Zellen in *sz*, somatische und in *kz*, Keimzellen gesondert.

ganz gleicher Geisselzellen mit Augenpunkt, Chorophyll-Inhalt und pulsirender Vacuole, in eine gemeinsame farblose Gallerte eingebettet. Diese Colonien pflanzen sich abwechselnd auf ungeschlechtlichem und auf geschlechtlichem Wege fort, wenn auch in letzterem Falle die sich copulirenden Schwärmzellen noch nicht als männliche und weibliche sicher unterschieden werden können. In beiden Fällen aber verhält sich also jede Zelle der Colonie hier noch wie ein einzelliges Bion, eine jede ist noch Fortpflanzungszelle.

Es ist nun sehr interessant, dass bei einer derselben Familie angehörigen Gattung der Schritt von der Homoplastiden- zur Heteroplastiden-Stufe vollzogen, und die Scheidung in Körper- und Fortpflanzungszellen durchgeführt ist. Bei Volvox (Holzschnitt 2) besteht die kugliche Colonie aus zweierlei Zellenarten, aus den kleinen, zu Hunderten vorhandnen Geisselzellen und aus den viel weniger zahlreichen, grossen geissellosen Keimzellen. Die Letzteren allein können die Bildung einer neuen Volvox-Kugel hervorrufen, und zwar geschieht dies auch hier abwechselnd auf ungeschlechtlichem Weg, oder nach regelrechter Befruchtung grosser Eizellen durch kleine, bewegliche Spermatozoen. Dieser letztere Punkt, die geschlechtliche Differenzirung der Keimzellen, ist für die hier ins Auge gefasste Frage gleichgültig, es kommt vor Allem darauf an, ob hier, an der Wurzel der Heteroplastiden, die Keimzellen, mögen sie nun geschlechtlich differenzirt sein oder nicht — am Ende der Ontogenese und aus den somatischen Zellen entstehen, oder ob sich das Material der in die Embryogenese eintretenden mütterlichen Keimzelle von Anfang an scheidet in somatische und in Keimzellen. Das Erstere würde Nägeli's Ansicht entsprechen, das

Letztere der meinigen. Nun wird aber von Kirchner[1]) bestimmt angegeben, dass bei der Furchung des befruchteten Volvox-Eies sich die Keimzellen schon während der Embryonalentwicklung, d. h. vor dem Ausschlüpfen der jungen Heteroplastide aus der Eihülle differenziren; wir werden uns also die phyletische Entstehung der ersten Heteroplastiden nicht anders vorstellen können, als ich sie früher — ohne dass mir damals schon dieses frappante Beispiel gegenwärtig gewesen wäre — theoretisch dargelegt habe; das Keimplasma (Nucleoplasma) einer der Pandorina ähnlichen Homoplastide muss sich im Laufe der Phylogenese in der Weise in seiner Molekülarstructur geändert haben, dass die Zellencolonie, welche durch Theilung ontogenetisch aus ihr hervorging, nicht mehr, wie bisher, aus identischen, sondern aus zwei verschiednen Zellenarten bestand, von denen nur die eine, die Keimzellen, noch der mütterlichen Keimzelle gleich waren, die andern aber die Fähigkeit, das Ganze hervorzubringen, aufgegeben hatten und nur höchstens noch ihres Gleichen durch Theilung hervorbrachten. Hier bei Volvox scheint mir der bestimmte Beweis vorzuliegen, dass bei der phyletischen Entstehung der Heteroplastiden die somatischen Zellen nicht, wie Nägeli meint, in der Ontogenese zwischen Mutter-Keimzelle und Tochterkeimzellen eingeschoben worden sind, sondern dass sie direct aus der Mutterkeimzelle hervorgingen, Stücke von ihr waren, ganz so, wie dies bei Pandorina heute noch der Fall ist. Damit ist aber die Continuität des Keimplasmas für den Anfang der phyletischen Entwicklungsreihe wenigstens festgestellt.

---

[1]) Vergleiche: Bütschli in Bronn's „Klassen und Ordnungen" Bd. I p. 777.

Dass sich später dann die Zeit der Trennung beider Zellenarten von einander verschoben haben muss, beweist die schon oft erwähnte Thatsache, dass bei den meisten höheren Organismen diese Trennung später stattfindet, häufig sogar sehr spät, am Ende der ganzen Ontogenese. In dieser Beziehung sind die sicher bekannten Fälle früherer Abtrennung von grossem Werth, weil sie die extremen Fälle mit einander verbinden. Es kann keine Rede davon sein, dass die Keimzellen der Hydroiden, oder der höheren Pflanzen als indifferente und deshalb noch nicht unterscheidbare Zellen schon von der Embryogenese an vorhanden seien und sich später nur differenzirten. Dem widerspricht schon die einfachste mathematische Erwägung in Verbindung mit der Beobachtung, dass keine der verhältnissmässig wenigen Zellen des Embryo von der ungeheuren Vermehrung durch Theilung ausgeschlossen bleiben kann, damit die grosse Zahl durch Knospung entstehender Tochterindividuen zu Stande komme, welche einen Polypenstock ausmachen. Die Geschlechtsknospe einer Coryne entsteht an einer Stelle des Polypenköpfchens, die sich durch Nichts von den danebenliegenden auszeichnet; eine einfache Lage von Ektodermzellen, eine ebensolche von Entodermzellen bildet die Leibeswand des Thieres an dieser Stelle. Dann aber tritt ein kleiner Kreis dieser Zellen in lebhafte Vermehrung ein, es entsteht eine Zellwucherung, und unter den so entstandenen jungen Zellen bilden dann einige sich zu Keimzellen um. Sie waren als besondere Zellen vorher nicht da.

Es ist deshalb auch verbaliter und streng genommen nicht richtig, wenn ich bisher den Satz aufstellte, die Keimzellen seien unsterblich, sie enthalten nur den unsterblichen Theil des Organismus, das

Keimplasma, nur dieses, das Idioplasma der Keimzellen ist unsterblich, und wenn es auch, soweit wir wissen, jederzeit von einem Zellkörper umgeben ist, so beherrscht es doch nicht jederzeit diesen Zellkörper und drückt ihm den Stempel der Keimzelle auf. Das verändert indessen nichts Wesentliches in der Auffassung dieser Verhältnisse, und man darf auch heute noch die Keimzellen als den unsterblichen Theil des Metazoen-Körpers den vergänglichen somatischen Zellen gegenüberstellen. Wenn Wesen und Charakter einer Zelle nicht im Zellkörper, sondern in der Substanz des Zellkerns ihren bestimmenden Grund haben, dann ist die Unvergänglichkeit der Keimzellen gewahrt, wenn auch nur dieses continuirlich von einer Generation auf die andere übergeht.

G. Jäger[1]) hat zuerst den Gedanken ausgesprochen, dass der Körper der höheren Organismen aus zweierlei Zellen bestehe, aus „ontogenetischen“ und „phylogenetischen“, und dass die Letzteren, die Fortpflanzungszellen, nicht ein Product der Ersteren, der Körperzellen, sind, sondern dass sie direct von der elterlichen Keimzelle abstammen. Er nahm als erwiesen an, dass die „Bildung der Zeugungsstoffe bei einem Thier schon in die ersten

[1]) Gustav Jäger, „Lehrbuch der allgemeinen Zoologie“. Leipzig 1878, II. Abtheilung. — Es ist wohl die Schuld der zügellosen und oberflächlichen Speculationslust des Verfassers, dass die guten Gedankenkerne seines Buchs unbeachtet und ohne Nachwirkung geblieben sind. Mir wenigstens ist sein oben angeführter Gedanke erst jetzt bekannt geworden, und auch M. Nussbaum scheint völlig unabhängig von Jäger auf dieselbe Anschauung gekommen zu sein. Eine Durcharbeitung derselben ist übrigens von Letzterem auch nicht versucht worden; vielmehr folgen dann sofort recht werthlose Betrachtungen, wie z. B. die, dass die „ontogenetische“ und die „phylogenetische Gruppe in concentrischem Verhältniss zu einander stehen“! Warum nicht lieber in dreieckigem oder viereckigem Verhältniss?

Stadien seines Embryonallebens fällt", und glaubte damit den Zusammenhang des elterlichen und kindlichen Keimprotoplasmas festgestellt zu haben. Wie in der Einleitung schon erwähnt wurde, nahm dann später M. Nussbaum diesen Gedanken wieder auf, und zwar auf derselben Grundlage einer Continuität der Keim-Zellen. Auch er nahm an, es theile sich „das gefurchte Ei in das Zellenmaterial des Individuums und in die Zellen für die Erhaltung der Art", und stützte diese Ansicht auf die wenigen bekannten Fälle früher, schon in die erste Zeit der Embryonalbildung fallender Abspaltung der Geschlechtszellen. Er hielt auch später noch an dieser Ansicht fest, als durch meine Untersuchungen an Hydromedusen nachgewiesen war, dass die Geschlechtszellen sich keineswegs immer schon in der Embryonalperiode von den somatischen Zellen trennen, sondern oft sehr viel später. Dennoch zeigen nicht nur die Hydroiden und die diesen sich ähnlich verhaltenden phanerogamen Pflanzen, dass eine directe Herleitung der kindlichen von der elterlichen Keimzelle als Zellen den Thatsachen nicht entspricht, sondern die von Jäger und Nussbaum angeführten Fälle früher Abspaltung der Keimzellen beweisen dasselbe. In den allerseltensten Fällen gehen heute noch die Keimzellen direct aus der elterlichen Eizelle hervor (Dipteren), wenn sie aber auch nur wenige Zellgenerationen später sich abspalten, so ist der postulirte Zusammenhang von elterlicher und kindlicher Keimzelle unterbrochen, denn eine Embryonalzelle, deren Nachkommen nur zum Theil Keimzellen werden, zum andern Theil aber somatische Zellen, kann unmöglich die Natur einer Keimzelle besitzen, ihr Idioplasma kann dem der elterlichen Keimzelle nicht gleich sein; ich brauche nur auf das zu verweisen, was oben über die ontogenetischen Stufen des

Idioplasmas gesagt wurde. Ein Zusammenhang zwischen der Keimsubstanz des „Elters“ (Nägeli) und des Kindes ist auch hier nur dann herzustellen, wenn man eine Beimischung unveränderten Keimplasmas zu dem somatischen Kernplasma gewisser Zellenfolgen zugibt. Der Grundgedanke von Jäger und Nussbaum ist — wie ich glaube — vollkommen richtig, es ist derselbe Gedanke, der auch mich zur Vorstellung einer „Continuität des Keimplasmas“ geführt hat, dass nämlich die Vererbung nur auf Grundlage einer solchen Annahme begreiflich wird, aber die Art, wie sie ihn realisirt dachten, entspricht nicht den Thatsachen. Dies zeigt sich auch darin, wenn Nussbaum meint, „dass aus dem Zellmaterial des Individuums keine einzige Samen- oder Eizelle hervorgehen“ könne. Dies geschieht vielmehr nicht nur bei Hydroiden und Phanerogamen unzweifelhaft, sondern auch in zahlreichen andern Fällen, freilich aber nicht aus irgend einer „indifferenten“ Zelle von „embryonalem Charakter“, sondern aus ganz bestimmten Zellen und unter Umständen, welche uns gestatten, mit aller Sicherheit zu schliessen, dass sie dazu im Voraus bestimmt sind, d. h. dass sie Keimplasma beigemengt enthalten, welches sie allein befähigt, zu Keimzellen zu werden.

Wenn ich aus meinen Hydroiden-Untersuchungen[1]) den Schluss zog, dass „Keimplasma in feinster und deshalb für uns nicht wahrnehmbarer Vertheilung“ schon vom Ei her gewissen somatischen Zellen beigegeben sei, um dann durch unzählige Zellfolgen hindurch bis in jene entlegensten Individuen des Stockes hingeführt zu werden, in welchen sich die Geschlechtsproducte bilden, so beruht derselbe zunächst auf der Thatsache, dass Keimzellen nur an ganz

[1]) „Weismann, „Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen“. Jena 1883.

bestimmten Punkten auftreten, den „Keimstätten", und dass vorher weder Keimzellen selbst, noch auch diejenigen Zellen vorhanden sind, welche sich später in Keimzellen umwandeln, die Urkeimzellen. Auch die Letzteren werden erst an der Keimstätte gebildet, und zwar gehen sie aus der Vermehrung somatischer Zellen des Ektoderms hervor. Die Keimstätte ist für jede Hydroiden-Art eine festbestimmte, aber für verschiedne Arten sehr oft eine verschiedne. Es lässt sich nun zeigen, dass diese verschiedne Lage der Keimstätte verschiednen phyletischen Stadien eines Verschiebungsprocesses entspricht, der dahin zielt, die Keimstätte von ihrem ursprünglichen Ort, dem Manubrium der Meduse, centripetalwärts zu verlegen — aus welchen Gründen, kann hier unbeachtet bleiben. Es zeigt sich nun, dass diese phyletischen Verlegungen der Keimstätte heute noch dadurch zu Stande kommen, dass die Urkeimzellen vom Orte ihrer Entstehung activ nach jenem Orte hinwandern, an welchem nun die Keimzellen sich differenziren sollen, und dass heute noch in jeder Ontogenese diese Wanderungen immer wieder von Neuem stattfinden. Wozu wandern nun jene Urkeimzellen, wenn auch andre der bei Hydroiden so zahlreich vorhandnen jungen Zellen von „indifferentem" Charakter im Stande wären, sich zu Keimzellen zu differenziren? Auch bei ganz kleinen Verschiebungen der Keimstätte, wenn es sich nur darum handelt, dieselbe von der Aussenseite der Stützlamelle auf die Innenseite zu verlegen, geschieht dies stets durch active Wanderung der Urkeimzellen durch die Stützlamelle hindurch. Im Laufe der Phylogenese hat so die Keimstätte bedeutende Verschiebungen erlitten, aber niemals sprungweise, sondern immer in kleinsten Etappen, und diese werden alle heute noch in jeder Ontogenese wiederholt durch die Wanderung der

Urkeimzellen von der alten ursprünglichen Keimstätte nach der heutigen hin. Zu den zahlreichen genaueren Darlegungen dieser phyletischen Keimstätte-Verschiebungen und ontogenetischen Wanderungen der Urkeimzellen, welche ich in meinem Hydroiden-Werk gegeben habe, hat Hartlaub[1]) neuerdings noch ein weiteres Beispiel hinzugefügt, das insofern von besonderem Interesse ist, als hier (bei Obelia) die Richtung der Verschiebung die umgekehrte ist, wie bei den von mir verfolgten Fällen, nicht centripetal, sondern centrifugal.

Was soll man nun aber anders daraus schliessen, wenn Verschiebungen der Keimstätte nur durch den oft sehr umständlichen Modus der Wanderung der Urkeimzellen erfolgen, als dass dies eben der einzig mögliche Weg zur Erreichung dieser Veränderung war, dass andere Zellen die Rolle der Urkeimzellen zu übernehmen nicht im Stande waren? Und wenn keine andern Zellen dazu im Stande waren, ihre Rolle zu übernehmen, worin kann die Ursache liegen, als darin, dass eine ganz bestimmte Qualität von Kernplasma dazu gehört, um Keimzellen zu bilden, mit andern Worten: Keimplasma? Ich sehe nicht ein, wie man der Annahme entgehen will, dass auch hier eine Continuität des Keimplasmas stattfinde, denn wollte man selbst die Umwandlung somatischen Idioplasmas zu Keimplasma für möglich halten, so würde doch durch eine solche Annahme nicht erklärt, weshalb denn die Keimstätteverschiebungen hier in so kleinen Schritten und unter steter ängstlicher Wahrung des Zusammenhangs mit den Zellen der ursprünglichen Keimstätte erfolgen mussten. Dies er-

---

[1]) Dr. Clemens Hartlaub, „Ueber die Entstehung der Sexualzellen bei Obelia“ Freiburg. Inaugural-Diss. u. in „Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41. 1884.

klärt sich nur durch die Annahme, dass andere als jene Zellfolgen, welche zur alten Keimstätte führen, der Umwandlung in Keimzellen überhaupt nicht fähig sind.

Nun hat mir freilich Strasburger den Einwurf gemacht, dass eine Versendung von Keimplasma auf bestimmten Wegen, d. h. durch bestimmte Folgen somatischer Zellen hindurch deshalb nicht möglich sei, weil das Idioplasma seinen Sitz im Kern und nicht in der Zelle habe und weil ein Kern sich durch die hier anzunehmende „indirecte" Theilung immer nur in zwei völlig gleiche Hälften theilen könne. „Es wäre zwar denkbar — meint Strasburger — dass durch Kerntheilung bestimmte Molekülgruppen unverändert in der sich sonst verändernden Kernsubstanz erhalten und durch den ganzen Organismus gleichmässig vertheilt würden, nicht aber dass ihre Führung nur auf bestimmten Wegen erfolgen sollte."

Dass ich diesen Einwurf nicht für berechtigt halten kann, geht aus dem hervor, was oben über die von Strasburger angenommene Gleichheit der beiden durch indirecte Theilung entstehenden Tochterkerne gesagt wurde. Ich sehe keinen Grund, warum die beiden Hälften des Mutterkerns stets von gleicher Beschaffenheit sein müssten, wenn sie auch wohl immer von gleichem Volumen und gleicher Masse sein werden; ich wundere mich aber, dass Strasburger mir die Möglichkeit zugibt, dass das Keimplasma, welches dem Idioplasma der somatischen Zellen nach meiner Ansicht beigemischt ist, bei seinem Durchgang durch den Körper unverändert bleiben kann. Denn wenn Strasburger's Ansicht zutrifft, nach welcher die Veränderungen der Kernsubstanz während der Ontogenese durch den ernährenden Einfluss des Zellkörpers (Cytoplasmas) zu Stande kommt, dann müsste doch wohl jedes-

mal die gesammte Kernsubstanz einer Zelle verändert werden, und es könnte kein unveränderter Rest daneben bestehen bleiben. Nur wenn die Umwandlungen der Kernsubstanz, wie sie beim Aufbau des Körpers stattfinden müssen, aus rein innern Ursachen erfolgen, d. h. aus der Constitution des Kernplasmas heraus, ist es denkbar, dass ein Theil eines bestimmten Kerns eine Veränderung eingeht, ein anderer aber unverändert bleibt. Dass dies aber wirklich geschehen kann und geschieht, das beweisen uns unter Anderem jene oben erwähnten Fälle ganz früher Abtrennung der Keimzellen von der sich entwickelnden Eizelle. Wenn im Dipteren-Ei die ersten beiden Kerne, welche sich vom Furchungskern des Eies durch Theilung lostrennen, die Geschlechtszellen bilden, so beweist dies, dass sie das Keimplasma des Furchungskerns unverändert übernehmen; die übrige Masse des Furchungskerns aber muss sich während oder vor der Abtrennung jener ersten Kerne in ihrem Wesen verändert haben, sonst müsste sie nachher noch einmal Polzellen bilden, während sie doch andere — nämlich die somatischen Zellen — aus sich hervorgehen lässt. Wenn auch die Zellkörper solcher frühesten Embryonalzellen häufig noch keine uns sichtbare Verschiedenheit aufweisen, so muss doch das Idioplasma ihrer Kerne ohne allen Zweifel verschieden sein, woher käme sonst ihre verschiedene Weiterentwicklung? Ich halte es auch nicht nur für möglich, sondern sogar für wahrscheinlich, dass die Körper solcher früher Embryonalzellen nicht nur gleich scheinen, sondern dass sie es auch wirklich sind, denn wenn auch das Idioplasma des Kerns den Charakter des Zellkörpers bestimmt und wenn jede Differenzirung dieses Letzteren von einer bestimmten Beschaffenheit des Kernplasmas abhängt, so ist damit doch

keineswegs gesagt, dass nun auch umgekehrt jede Aenderung in der Beschaffenheit des Kernplasmas eine Aenderung des Zellkörpers mit sich bringen müsse. Ohne Wolken ist kein Regen möglich, aber nicht jede Wolke bringt Regen, ohne chemische Umsetzungen ist kein Wachsthum möglich, aber nicht jeder Grad und jede Art von chemischen Processen bringt Wachsthum. So wird auch nicht jede Art von Veränderung in der Molekülarstructur des Kernplasmas einen umgestaltenden Einfluss auf das Zellplasma ausüben müssen, und es wird denkbar sein, dass eine lange Reihe von Kernplasma-Veränderungen sich nur in der Art und Energie seiner Theilungsfolgen äussert, während die Zellsubstanz noch ganz unberührt davon bleibt, soweit es ihre molekülare und chemische Beschaffenheit angeht. Damit stimmt auch der Augenschein, der zeigt, dass in der ersten Periode der Embryonalbildung der Thiere die Zellkörper keine oder nur sehr geringe sichtbare Verschiedenheiten zeigen, wenn es davon auch Ausnahmen besonders bei niederen Thieren gibt. Doch beruhen auch diese — z. B. die Verschiedenheiten im Aussehen der Ekto- und Entodermzellen bei Spongien und andern Coelenteraten vielleicht mehr auf einer verschiednen Beimengung ernährender Bestandtheile als auf einer starken Verschiedenheit des Zellplasmas selbst. Es leuchtet ja auch ein, das es beim Aufbau des Embryos zunächst auf eine Vermehrung des Zellmaterials und später erst auf eine Differenzirung desselben in verschiedene Qualitäten nach dem Princip der Arbeitstheilung ankommt. Auch von dieser Seite her stimmen also die Thatsachen gegen Strasburger, wenn er die Ursache der Kernplasma-Veränderungen nicht in ihnen selbst, sondern im Zellkörper sucht.

Ich glaube somit gezeigt zu haben, dass sich theo-

retisch kaum etwas gegen die Beimengung unveränderten Keimplasmas zur Kernsubstanz der somatischen Zellen, oder gegen die Führung dieses Keimplasmas auf bestimmten Wegen einwenden lässt. Allerdings aber wäre es a priori auch sehr wohl denkbar, dass allen somatischen Kernen etwas unverändertes Keimplasma beigemischt wäre. Bei den Hydroiden wird zwar eine solche Annahme dadurch ausgeschlossen, dass eben nur ganz bestimmte Zellen und Zellenfolgen im Stande sind sich zu Keimzellen zu entwickeln, allein es wäre ja ganz wohl denkbar, dass Organismen existirten, für die es von grossem Nutzen wäre, wenn jeder ihrer Theile unter Umständen wieder zum Ganzen auswachsen und Geschlechtszellen hervorbringen könnte, und in diesem Falle würde es vielleicht möglich gewesen sein, allen somatischen Kernen ein Minimum unveränderten Keimplasmas beizugeben. Aus diesem Grunde halte ich auch den andern Einwand, welchen Strasburger meiner Theorie macht, nicht für entscheidend, dass es nämlich Pflanzen gibt, die man durch Rhizomstücke, Wurzelstücke, ja selbst Blätter vermehren kann, und dass so gewonnene Pflanzen schliesslich blühen, fructificiren und wieder Ihresgleichen aus Samen erzeugen können. „Aus abgeschnittenen, auf feuchten Sand gelegten Begonienblättern ist es leicht, neue Pflanzen zu erziehen, und doch hätten keinesfalls in dem normalen Verlauf der Ontogenie die Moleküle des Keimplasma das Blatt zu passiren gehabt, sie müssten daher im Blattgewebe fehlen. Da somit auch aus dem Blatte die Erziehung einer blühenden und fructificirenden Pflanze möglich ist, so beweist dies unwiderleglich, dass es besondere, Keimsubstanz führende Zellen in der Pflanze nicht gibt.“ Mir scheint diese Thatsache nur zu beweisen, dass bei der Begonie und ähnlichen

Pflanzen den Zellen oder vielleicht auch nur gewissen Zellen der Blätter Keimplasma beigemengt ist, dass diese Pflanze der Vermehrung durch Blätter angepasst ist. Warum sind denn nicht alle Pflanzen in dieser Weise vermehrbar? Niemand hat noch einen Baum aus einem Linden- oder Eichenblatt hervorwachsen sehen, oder eine blühende Pflanze aus einem Tulpen- oder Windenblatt. Man wird darauf nicht etwa antworten wollen, es handle sich in jenen letzterwähnten Fällen um stärker specialisirte Theile, die dadurch zur Production von Keimsubstanz unfähig geworden seien, denn die Zellen der Blätter dieser verschiednen Pflanzen sind wohl schwerlich in verschiednem Grade speciell histologisch differenzirt. Wenn also dennoch die einen eine blühende Pflanze reproduciren können, die andern nicht, so muss dies einen andern Grund haben, als den Grad ihrer histologischen Differenzirung, und ich sehe diesen Grund darin, dass einem Theil ihrer Kerne unverändertes Keimplasma in minimaler Menge beigemischt ist.

In Sachs vortrefflichen „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie" lese ich (p. 884), dass „bei den Laubmoosen fast jede beliebige Zelle der Wurzeln, Blätter, Sprossaxen, ja sogar der jungen unreifen Sporenfrucht unter günstigen Umständen zu einer ganzen selbstständigen Pflanze werden" kann. Falls solche Pflanzen später auch Keimzellen hervorbringen, hätten wir also hier einen Fall, der die Annahme verlangen würde, dass allen oder nahezu allen Zellen einer Pflanze Keimplasma beigemengt sein müsste.

Noch viel weniger scheint mir die Theorie der Continuität des Keimplasmas durch den Generationswechsel widerlegt oder auch nur in irgend einem Grad unwahrscheinlich gemacht zu werden. So gut das Keim-

plasma gewissen somatischen Zellen des aus dem Ei entstandenen Individuums beigegeben sein und auf bestimmten Bahnen weitergeschafft werden kann, so gut kann es auch in ein durch Knospung aus jenem hervorgewachsenes zweites, drittes — n^{tes} Individuum übergeleitet werden, und grade die Thiergruppe der Hydroiden, auf die sich meine Vorstellung von der Continuität des Keimplasmas vor Allem stützt, pflanzt sich ja zum grossen Theil durch Generationswechsel fort.

II. Die Bedeutung der „Richtungskörperchen“.

Seitdem wir aber wissen, dass das specifische Wesen einer Zelle in der Molekülarstructur ihres Kernes beruht, bietet sich meiner Theorie noch eine weitere und, wie ich glaube, sehr starke Stütze in der solange räthselhaft gebliebenen Ausstossung der Richtungskörperchen.

Wenn nämlich die specifische Molekülar-Structur eines Zellkörpers von der Kernplasma-Beschaffenheit bestimmt und hervorgerufen wird, dann muss jede histologisch differenzirte Zellart auch ihr specifisches Kernplasma haben. Nun ist aber die Eizelle der meisten Thiere, solange sie noch wächst, durchaus keine indifferente Zelle von primitivster Beschaffenheit, sondern ihr Zellkörper hat grade während dieser Zeit des Wachsthums ganz eigenthümliche, specifische Functionen zu erfüllen, ernährende Substanzen auszuscheiden von bestimmter chemischer Natur und physikalischer Beschaffenheit und diese „Dotter-Substanzen“ in bestimmter Weise abzulagern und aufzuspeichern, damit sie bei der später erfolgenden Embryonalentwicklung dem Embryo zur Verfügung stehen. Sie hat auch meistens Eihäute, und oft solche von durchaus specifischer Structur zu liefern; sie ist also histologisch differenzirt. Die wachsende Ei-

zelle verhält sich also in dieser Beziehung wie irgend eine somatische Zelle, am ehesten wäre sie vergleichbar etwa einer Drüsenzelle, nur dass sie ihre Abscheidungen nicht alle ausserhalb der Zelle, sondern in dem Zellkörper selbst deponirt. Zu dieser specifischen Function bedarf sie eines specifischen Zellkörpers, und dieser wiederum ist bedingt durch einen specifischen Zellkern, es muss also die wachsende Eizelle ein Kernplasma von specialisirter Molecülarstruktur besitzen, welches den erwähnten Drüsen-Functionen der Zelle vorsteht. Wenn man das Kernplasma histologisch differenzirter Zellen als „histogenes Kernplasma“ bezeichnet, so muss die wachsende Eizelle histogenes Kernplasma enthalten, und zwar eine bestimmte specifische Modifikation desselben. Dieses Kernplasma kann unmöglich dasselbe sein, welches später die Embryonal-Entwicklung veranlasst, diese wird vielmehr nur durch ächtes Keimplasma angeregt werden können von jener unendlich complicirten Zusammensetzung, wie ich sie oben anschaulich zu machen suchte. Es müssen also im Keimbläschen der Eizelle zweierlei Kernplasma-Arten enthalten sein: Keimplasma und histogenes Plasma, und zwar eine bestimmte Art von histogenem Kernplasma, die man ovogenes nennen könnte. Dieses ovogene Kernplasma muss im jungen Ei bedeutend überwiegen, da es — wie wir sehen — die wachsende Eizelle beherrscht; das Keimplasma dagegen muss zuerst nur in geringer Menge vorhanden sein, dann aber im Laufe des Wachsthums der Zelle bedeutend an Masse zunehmen. Damit es aber zur Herrschaft komme über den Zellkörper, damit mit andern Worten die Embryonalentwicklung beginne muss das an Masse immer noch überwiegende ovogene Kernplasma aus

der Zelle entfernt werden. Diese Entfernung geschieht nun auf demselben Wege, auf welchem auch in der Ontogenese des Embryo differente Kernsubstanzen getrennt werden: durch Kern- und Zelltheilung; die Ausstossung der Richtungskörperchen ist nichts Anderes, als die Entfernung des ovogenen Kernplasmas aus der Eizelle. Dass bis zuletzt die Masse des ovogenen Kernplasmas im Keimbläschen überwiegt, schliesse ich aus der Thatsache, dass zweimalige Theilung desselben und Ausstossung zweier Richtungskörperchen die Regel ist. Wenn damit zugleich auch ein geringer Theil des Zellkörpers dem Ei entzogen wird, so wird das wohl als ein unvermeidlicher Verlust des Eies zu betrachten sein, ohne den eben in den betreffenden Fällen die Entfernung des ovogenen Kernplasmas nicht erfolgen konnte.

Dies meine Theorie von der Bedeutung der Richtungskörperchen, der ich die früher von Andern aufgestellten Theorien nicht in extenso gegenüber stellen will, da sie ja bekannt sind und sich von ihr so wesentlich unterscheiden, dass dies nicht noch im Näheren aufgezeigt zu werden braucht. Dass Etwas aus dem Ei entfernt wird, was für dessen Embryonal-Entwicklung hinderlich sein würde, wird wohl von Allen angenommen, aber worin dieses Hinderniss besteht, was beseitigt werden muss, darüber gehen die Vermuthungen auseinander [1]; die Einen stellen sich das Keim-

---

[1]) So suchte Bütschli schon 1877 die „hauptsächliche Bedeutung der Bildung der Richtungskörperchen in der Entfernung eines Theils des Eikerns, möge diese Entfernung sich nun in der Weise vollziehen, dass ein Theil des Kerns direct entfernt wird, oder so, dass er unter der Form einer Zellknospung seinen Austritt aus der Eizelle findet“. Entwicklungsgeschichtl. Beiträge, in Zeitschr. f. wiss. Zool Bd. 29 p. 237 Anm.

bläschen zwittrig vor — Minot[1]), van Beneden, Balfour — und lassen das männliche Element im Richtungskörperchen ausgeschieden werden, um so das Ei befruchtungsfähig zu machen, Andere sprechen von einer „Verjüngung“ des Kerns, noch Andere glauben, dass nur die Masse der Kernsubstanz reducirt werden müsse, damit sie der des oft sehr kleinen Spermakerns gleich und so das richtige Verhältniss zur Kerncopulation herbeigeführt werde.

Die erstere Ansicht scheint mir schon dadurch widerlegt, dass nachweislich von der Eizelle auch männliche Eigenschaften vererbt werden, von der Spermazelle auch weibliche, das Keimplasma des Eikerns ist also nicht weiblich, das des Spermakerns nicht männlich, sondern sie sind beide geschlechtlich indifferent. Die zweite Ansicht ist von Strasburger neuerdings dahin formulirt worden, dass die Menge des in dem Keimkern (Keimbläschen des Eies) enthaltenen „Idioplasmas auf die Hälfte reducirt werden“ müsse, damit dann durch die Copulation mit dem Spermakern wieder ein ganzer Kern zu Stande komme. Obgleich ich die zu Grunde liegende Idee, dass die Masse des Kerns für seine Wirkungen nicht minder wichtig, als seine Qualität ist, für vollkommen richtig halte, so muss ich doch bestreiten, dass es sich bei der Ausstossung der Richtungskörperchen um eine Massen-Verminderung handle. Die Masse des im Keimbläschen enthaltenen „Idioplasmas“ wird auch thatsächlich gar nicht auf die Hälfte, sondern auf ein Viertel reducirt, da ja zwei Theilungen hintereinander erfolgen. Durch die Copulation mit dem ebenso gross als der Eikern anzunehmenden Spermakern würde

---

[1]) C. S. Minot, „Account etc.“ — Proceedings Boston Soc. nat hist. Vol. XIX p. 165. 1877.

also nur die Hälfte der Masse des Keimbläschen-Idioplasmas wieder hergestellt, und da müsste man doch fragen: wozu die Verschwendung? wozu wurde sie vorher auf das Doppelte gebracht? Und wenn wirklich diese doppelt so grosse Masse des Keimbläschens aus Keimplasma bestünde, warum trat das Ei nicht schon vorher in Furchung ein? Wer freilich die Samenzelle als das belebende Element, als den zündenden Funken betrachtet, der erst die Embryonalentwicklung auslöst, der hat darauf eine Antwort bereit, nicht aber Strasburger, der mit mir einer später zu besprechenden, ganz andern Auffassung huldigt.

Sobald man dagegen annimmt, dass im Keimbläschen zwei verschiedne Arten von Kernplasma enthalten sind, so löst sich das Räthsel ganz einfach. Ich werde weiter unten bei Gelegenheit der Parthenogenese eine Thatsache anführen, die mir einen förmlichen Beweis dafür zu enthalten scheint. Nehmen wir sie einstweilen als richtig an, so ist klar, dass diese einfache Erklärung einer sonst recht unklaren Erscheinung eine bedeutende Stütze für die Theorie von der Continuität des Keimplasmas bilden würde. Sie würde vor Allem die Voraussetzung derselben, nämlich die Vereinigung von zwei Nucleoplasmen verschiedner Qualität in ein und demselben Kern gewissermassen ad oculos demonstriren. Die Theorie hängt gradezu an dieser Annahme, denn wenn die Letztere nicht richtig wäre, so könnte eine Continuität des Keimplasmas in keinem einzigen Fall angenommen werden, auch nicht in jenen einfachsten Fällen der Dipteren, bei welchen die erstgebildeten Zellen der Embryonalentwicklung die Keimzellen sind. Denn auch bei diesen Arten besitzt das Ei ein specifisch histologisches Gepräge, welches einen specifisch differenzirten Kern voraussetzt. Man müsste also

dann annehmen, dass das unverändert vom Furchungskern übernommene Keimplasma der neugebildeten Keimzellen sich sofort in toto in ein ovogenes Kernplasma umwandle, um dann später, wenn das Ei fertig ist, wieder in Keimplasma zurückverwandelt zu werden. Es wäre dabei durchaus nicht abzusehen, warum zu dieser Rückverwadlung eine Ausstossung eines Theils der Kernsubstanz nöthig ist.

Meine Annahme ist jedenfalls die einfachere, insofern ich nur eine einmalige Umwandlung eines Theiles des Keimplasmas zu ovogenem Kernplasma anzunehmen brauche, nicht aber die so unwahrscheinliche Rückverwandlung in Keimplasma. Das ovogene Kernplasma mus ganz andere Eigenschaften besitzen, als das Keimplasma, es neigt vor Allem nicht zur Theilung, und so werden wir die an und für sich recht auffallende Thatsache besser verstehen können, dass Eizellen sich nicht mehr durch Theilung vermehren, sobald sie einmal ihre specifische Structur angenommen haben, d. h. sobald sie vom ovogenen Kernplasma beherrscht werden. Die Neigung zur Kerntheilung und damit auch zur Zelltheilung tritt erst dann ein, wenn das gegenseitige Verhältniss der beiden Nucleoplasma-Arten des Keimbläschens sich bis zu einem bestimmten Grad verändert hat. Diese Veränderung fällt zusammen mit dem Erreichen der Maximalgrösse des Ei-Zellkörpers. Strasburger, gestützt auf seine Beobachtungen an Spirogyra, lässt den Anstoss zur Zelltheilung freilich vom Zellkörper selbst ausgehen, allein die sogenannten Attractions-Centren an den Polen der Kernspindel entstehen doch augenscheinlich unter dem Einfluss des Kernes selbst, möchten sie auch wirklich ganz aus Zellplasma bestehen. Doch ist auch dieser Punkt noch nicht entschieden und man darf wohl vermuthen, dass das

sogenannte „Polkörperchen“ der Spindel (Fol) vom Kern herstammt, wenn es auch ausserhalb der Kernmembran auftritt. Hier ist noch Vieles zweifelhaft, und man muss mit weiter gehenden Schlüssen zurückhalten, bis es gelungen sein wird, das Dunkel zu erhellen, in welches die innern Vorgänge der indirecten Kerntheilung trotz der Bemühungen so vortrefflicher Beobachter zur Zeit noch gehüllt sind. Wissen wir doch noch nicht einmal sicher, ob die chromatische, oder die achromatische Substanz des Kernfadens das eigentliche Idioplasma ist. Soviel aber wird man auch jetzt schon, bevor noch diese Verhältnisse ganz aufgeklärt sind, sagen dürfen, dass die Zelle unter dem Einfluss gewisser Kernzustände in Theilung tritt, mögen auch diese Zustände erst manifest werden, nachdem die Theilung der Zelle bereits begonnen hat.

Ich schreite nun dazu, meine Hypothese von der Bedeutung der Richtungskörper-Bildung an den bis jetzt bekannten Thatsachen zu prüfen.

Wenn die Ausstossung der Richtungskörper die Entfernung des ovogenen Kernplasmas der specifischen histologisch differenzirten Eizelle bedeutet, so muss man erwarten, bei allen Arten Richtungskörper auftreten zu sehen, es sei denn, die Eizelle habe irgendwo einen ganz primitiven histologisch undifferenzirten Charakter beibehalten. Ueberall also, wo sie durch besondere Grösse, Beschaffenheit ihres Zellkörpers, Beimengung von Deutoplasma-Theilen, Schalenbildung den Charakter einer specialisirten Gewebezelle annimmt, muss sie auch ovogenes Kernplasma enthalten und muss dieses entfernt werden, wenn das Keimplasma die Herrschaft über die Eizelle gewinnen soll. Es muss dabei gleichgültig sein, ob die Eizelle befruchtet wird oder nicht.

Gehen wir die Metazoen auf diese Punkte hin durch,

so sind die Richtungskörper bei den Spongien noch nicht gefunden, was indessen kein Beweis ihres wirklichen Fehlens sein möchte. Einmal ist wohl noch nie ernstlich nach ihnen gesucht worden, und dann werden sie vielleicht auch schwer nachzuweisen sein, da die Eizellen hier lange Zeit frei im Mesodermgewebe liegen und sogar umherkriechen. Man sollte allerdings vermuthen, dass die Bildung der Richtungskörper hier, wie sonst überall erst, mit der völligen Reife des Eies eintrete, also zu einer Zeit, in welcher die Eier bereits vom Schwammgewebe dichter eingehüllt sind. Jedenfalls besitzen die Eier der Spongien, soweit sie bekannt sind, ein so specifisches Gepräge, einen so charakteristischen Zellkörper, oft mit Deutoplasma-Elementen und dem charakteristischen Kern aller thierischen noch wachsenden Eier, dem Keimbläschen, dass man an der Anwesenheit eines specifischen, ovogenen Kernplasmas nicht zweifeln, und also auch die Entfernung desselben durch Bildung von Polkörpern erwarten muss.

Bei den übrigen Cölenteraten, bei Würmern und Echinodermen, sowie bei Mollusken sind die Richtungskörperchen nachgewiesen, auch bei einzelnen Crustaceen, nämlich bei Balanus von Hoek und bei Cetochilus septentrionalis von Grobben. Der letztere Fall scheint ganz sicher, der erstere ist angezweifelt worden und ebenso auch der Fall von Moina, bei welcher Daphnide Grobben einen Körper dem in Furchung eintretenden Ei aufgelagert fand, den er als Richtungskörper deutete. Bei Insecten sind bis jetzt Richtungskörper noch nicht nachgewiesen worden und bei Wirbelthieren nur in einzelnen Fällen, so durch Kupffer und Benecke bei Petromyzon.

Es muss der Zukunft überlassen bleiben zu entscheiden, ob nicht in den allerdings grossen Thiergruppen, bei

welchen die Ausstossung von Richtungskörperchen noch nicht nachgewiesen ist, diese doch auch vorkommt. Ein Einwurf gegen meine Theorie kann daraus um so weniger abgeleitet werden, als sich im Voraus gar nicht sagen lässt, ob nicht die Entfernung des ovogenen Kernplasma aus dem Ei im Laufe der Phylogenese auch noch auf eine andere, minder auffallende Weise erreichbar wurde. Der Zellkörper der Richtungskörperchen ist bei vielen Eiern so klein, dass es lange gedauert hat, ehe man sich von der Zellnatur dieser Gebilde überzeugen konnte,[1]) und dies möchte wohl darauf hindeuten, dass hier ein phyletischer Reductionsprocess stattgefunden hat, dahin zielend, dem Ei möglichst wenig von seiner Substanz zu rauben. Jedenfalls steht es fest, dass in allen Gruppen der Metazoen das Keimbläschen bei der Reife des Eies Umwandlungen eingeht, die denen, welche bei den Eiern mit Richtungskörperchen zur Bildung dieser Körper führen, durchaus ähnlich sind. Möglich, dass die Natur hier ein abgekürztes Verfahren eingeschlagen hat, um zu demselben Ziel zu gelangen.

Ein gewichtiger Einwand dagegen wäre es, wenn bei den männlichen Keimzellen kein der Ausstossung der Polkörper entsprechender Vorgang aufzufinden wäre, denn es leuchtet ein, dass man einen solchen von meinem Standpunkt aus erwarten muss. Die meisten Samenzellen weichen ja so sehr von der gewöhnlichen Gestalt einer „indifferenten" d. h. noch nicht differenzirten Zelle ab, sie sind in hohem Grade histologisch differenzirt und weisen somit ebenso gut auf eine specifische Kernsubstanz hin, als die Dotter abscheidenden Eizellen; auch die meisten Samenzellen sind

---

[1]) Van Beneden gesteht ihnen sogar noch in seinem letzten Werke nur den Werth von Kernen zu; a. a. O. p. 394.

in diesem Sinne somatische Zellen, d. h. Zellen einer specifischen Gewebsform, und diese ihre charakteristische Form hat Nichts zu thun mit ihrer befruchtenden Eigenschaft, mit ihrer Eigenschaft, Träger von Keimplasma zu sein. So wichtig sie ist, um das Zusammentreffen mit der Eizelle und das Eindringen in dieselbe zu ermöglichen, so wenig hat sie irgend Etwas zu schaffen mit der Fähigkeit der Samenzelle, die Eigenschaften der Species und des Individuums auf die folgende Generation zu übertragen. Diejenige Kernsubstanz, deren Molekülarstructur die Zelle bestimmt, die Gestalt des Samenfadens, der Strahlenzelle (Crustaceen), des Bomerang (gewisse Daphniden), oder der Spitzkugel (Nematoden) anzunehmen, kann unmöglich dieselbe sein, welche, copulirt mit dem Eikern, in ihrer Molekülarstructur die Tendenz enthält, ein neues Metazoon aufzubauen nach Art Desjenigen, welches die betreffende Samenzelle hervorgebracht hat. Es müssen also auch in der Samenzelle zweierlei Kernplasmen enthalten sein, Keimplasma und spermogenes Kernplasma.

Wir können nun allerdings im Voraus nicht sagen, ob es nicht möglich wäre, dass der Einfluss, den das spermogene Kernplasma auf die Spermazelle ausübt, nicht auch noch auf eine andere Weise eliminirt werden könnte, als durch Entfernung desselben aus der Zelle. Es wäre z. B. denkbar, dass sie aus dem Kern ausgestossen und innerhalb des Zellkörpers in irgend einer Weise unschädlich gemacht werden könnte. Wir wissen ja über die innern Vorbedingungen der Kerntheilung noch Nichts und es war eine blosse, vorläufig noch nicht auf Thatsachen zu stützende Vermuthung, wenn ich oben das Keimplasma in der wachsenden Eizelle in geringerer Menge dem Kern bei-

gemischt sein liess, als das ovogene Plasma; wenn ich annahm, das Keimplasma vermehre sich dann allmälig stärker und es steigere sich mit der erreichten Maximalgrösse des Eies eben durch die Verschiebung ihres Massen-Verhältnisses der Gegensatz zwischen den beiden differenten Kernplasma-Arten derart, dass die Trennung derselben, d. h. die Kerntheilung, eintrete. Allein wenn wir auch nicht im Stande sind, die verschiedenen Arten von Nucleoplasma optisch zu unterscheiden, welche in einem Kernfaden vereinigt sein können, so ist doch jedenfalls diese Annahme, dass die Wirkung jeder Plasma-Art in directem Verhältniss zu ihrer Masse stehe, die nächstliegende und natürlichste. Die Tendenz des Keimplasmas, welches im Keimbläschen enthalten ist, kann sich nicht geltend machen, solange neben ihr ein Uebergewicht ovogenen Plasmas vorhanden ist. Man wird sich vorstellen müssen, dass die Wirkungen der beiden verschiedenen Plasma-Arten sich zu einer Resultante vereinigen; sobald indessen ihr Einfluss auf die Zelle ein nahezu entgegengesetzter ist, wird nur die stärkere Plasma-Art zur Geltung kommen, die aber dann an Masse um so mehr der andern überlegen sein muss, als ein Theil davon durch die entgegengesetzt wirkende Plasma-Art gewissermassen neutralisirt ist. Daraus liesse sich etwa ableiten, weshalb das ovogene Plasma des Keimbläschens so bedeutend dem Keimplasma an Masse überlegen ist. Denn offenbar haben diese beiden Nucleoplasma-Arten wenigstens in Bezug auf einen Punkt ihrer Wirkungen entgegengesetzte Tendenzen. Das Keimplasma strebt der Theilung der Zelle in die beiden ersten Furchungskugeln zu, das ovogene Plasma aber enthält die Tendenz zum Wachsthum des Zellkörpers ohne Theilung. So wird das Keimplasma erst dann zur Geltung kommen und sich des ovo-

genen Plasmas entledigen können, wenn es bis zu einer gewissen Masse herangewachsen ist und nun in einem bestimmten Massenverhältniss jenem gegenübertreten kann.

Ueberträgt man nun diese Vorstellungen auf die Samenzellen, so wird man versuchen müssen, auch hier die Ausstossung eines Theils der Kernsubstanz, des dem ovogenen Plasma entsprechenden spermogenen nachzuweisen.

Soweit wir nach den bis heute klar erkannten Verhältnissen schliessen können, liegen solche Vorgänge auch in der That vielfach vor, wenn sie sich auch ganz anders ausnehmen, als bei der Eizelle und einer gleich sicheren Deutung noch nicht fähig sind.

Es ist bereits von jenen Forschern, welche in der Ausstossung der Richtungskörperchen des Eies die Entfernung des männlichen Elementes und die Herstellung einer sexuellen Differenzirung erblicken, der Versuch gemacht worden, den verlangten Nachweis zu führen, denn auch ihre Theorie erheischt die Entfernung eines Theils der Kernsubstanz bei der reifenden männlichen Keimzelle. So sollen nach Ed. van Beneden und Ch. Julin die Zellen, welche die Spermatogonien (Mutterzellen der Samenzellen) bei Ascaris erzeugen, Elemente ihrer Kernplatte ausstossen, ein Vorgang, der freilich bis jetzt noch an keinem andern Thier gesehen und auch hier natürlich nur erschlossen, nicht beobachtet wurde. Ueberdies besitzen die Samenbildner zur Zeit dieser Ausstossung noch nicht die specifische Form der spitzkugelförmigen Samenzellen, und man müsste doch erwarten, dass das somatische Kernplasma erst dann entfernt würde, wenn seine Rolle beendet, d. h. wenn die specifische Gestalt der Samenzelle erreicht wäre. Eher würde man jene Kerne der Spermato-

blasten (Mutterzellen der Samenzellen) in diesem Sinn in Anspruch nehmen können, von denen schon lange bekannt ist, dass sie nicht in die Bildung der Samenzellkerne aufgehen, sondern zum grösten Theil an der Basis der Samenbildnerin liegen bleiben und nach Reifung und Austritt der Samenzellen zu Grunde gehen. Hier würde auch der Einfluss dieser Kerne auf die Ausbildung der specifischen Samenzellenform nicht gradezu unmöglich erscheinen, da diese in Gestalt bündelweise zusammenliegender Samenfäden im Innern der Mutterzelle entstehen und sich ausbilden.

Zu Grunde gehende Theile der Samen-Mutterzellen [1]) sind schon bei vielen Thiergruppen nachgewiesen, bei Selachiern, beim Frosch, bei manchen Würmern und Schnecken, und auch bei Säugethieren (Blomfield), man hat nur bisher die Aufmerksamkeit mehr auf den in die Samenzellbildung nicht übergehenden Theil des Zellkörpers, als auf den Kern gerichtet, und der Nachweis, dass überall auch ein Kerntheil dabei übrig bleibt, fehlt noch für manche dieser Fälle. Erneute Untersuchungen müssen darüber Aufschluss geben, ob das Zugrundegehen des Kerns der Samen-Mutterzelle eine allgemeine Erscheinung

---

[1]) Ich verzichte absichtlich hier auf eine genauere Bezeichnung derselben, da die complicirte Nomenclatur, die man in die Spermatogenese hineingetragen hat, schwerlich Etwas zur leichteren Uebersichtlichkeit der Vorgänge selbst beiträgt. Warum spricht man nicht einfach von Samenzellen und Samenbildnern oder Spermatoblasten und unterscheidet die letzteren, wo sie in mehreren und verschieden gestalteten Generationen auftreten nach ihrer Generationszahl? Ohnehin passen ja alle die Namen, mit welchen man die einzelnen Entwicklungszustände belegt, immer nur auf irgend eine bestimmte Thiergruppe und auf andere kann man sie nur mit Zwang oder gar nicht übertragen. Daher die heutige Verwirrung mit Spermatoblasten, Spermatogonien, Spermatomeren, Spermatocysten, Spermatocyten, Spermatogemmen u. s. w.

ist und ob dort, wo solche Mutterzellen nicht vorkommen, in andrer Form ein Theil des Kerns unschädlich gemacht wird. Vielleicht dürfte man übrigens eher noch daran denken, dass der zuerst von Lavalette St. George beschriebene und bei vielen Thieren verschiedenster Klassen gesehene Nebenkern der Samenzellen das Analogon eines Richtungskörperchens sei. Allerdings hält man jetzt diesen sog. „Nebenkern" für eine Verdichtung des Zellkörpers. Wenn man aber erwägt, dass der Streit sich bisher darum drehte, ob der Kern der Zelle zum Kopf des Spermatozoons werde, oder aber jener Nebenkern, so hatten die Beobachter, welche Ersteres für richtig hielten, kaum eine andre Wahl, als den Nebenkern für ein Product des Zellkörpers zu erklären. Nun ist es aber nach den neuesten Erfahrungen von Fol[1]), Roule[2]), Balbiani[3]) und Will[4]) über die Bildung des Eifollikelepithels bei verschiedenen Gruppen nicht unwahrscheinlich, dass Kerntheile sich vom Hauptkern loslösen können, ohne den umständlichen Process der Karyokinese durchzumachen. Es könnte also sehr wohl sein, dass der Nebenkern eine abgeschnürte Parthie des Hauptkerns wäre und keine „verdichtete" Zellsubstanz. Sein Verhalten gegen Farbstoffe spricht dafür und die Meinung, dass er aus Zellsubstanz entstehe, beruht nicht etwa auf directer Beobachtung. So werden auch hier nur neue Untersuchungen

[1]) Fol, „Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidies". Compt. rend. 28 mai 1883.

[2]) Roule, „La structure de l'ovaire et la formation des oeufs chez les Phallusiadées". Compt. rend. 9 avril 1883.

[3]) Balbiani, „Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'oeuf chez les Géophiles". Zool. Anzeig. 1883, No. 155 u. 156.

[4]) Will, „Ueber die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien u. Insecten". Zool. Anz. 1884, No. 167, 168.

darüber entscheiden können, ob in diesem Nebenkern etwa das vom Kern ausgestossene spermogene Nucleoplasma gesehen werden darf. Freilich bliebe auch dann immer noch zu erklären, warum die doch immer noch im Zellkörper befindliche Kernsubstanz keine bestimmende Wirkung mehr auf denselben ausübt.

Für die Pflanzen hat Strasburger kürzlich eine grosse Zahl von Fällen aus verschiednen Gruppen aufgeführt, bei welchen ähnliche Vorgänge wie die Ausstossung der Richtungskörper die Reifung der Keimzelle begleiten, und zwar sowohl bei männlichen, als bei weiblichen Keimzellen. Eine überraschende Aehnlichkeit damit haben die Vorgänge im Pollenkorn der Phanerogamen. Hier — z. B. bei der Lärche — theilt sich die Mutterzelle der eigentlichen Spermazelle drei Mal nacheinander und zwar in sehr ungleiche Hälften, und die drei kleinen und bald vollständig schrumpfenden, sog. „vegetativen“ Zellen spielen, nachdem sie losgetrennt sind, keinerlei physiologische Rolle mehr, ganz wie die Richtungskörper. Auch die sogen. „Bauchkanalzelle“, welche sich von der weiblichen Keimzelle der Archegoniaten und Coniferen abspaltet, „erinnert“ nach Strasburger durchaus an die Richtungskörper der thierischen Eier. Ferner werfen die Spermatozoiden der Archegoniaten bei ihrem Ausschwärmen ein Bläschen ab, bevor sie zur Ausübung ihrer Function gelangen u. s. f. Dagegen sollen „Richtungskörperchen“ bei den den Coniferen nahe stehenden Cycadeen fehlen und auch bei den Eiern der „Angiospermen“ ist bis jetzt kein Vorgang bekannt, der sich mit der Bildung von Richtungskörpern vergleichen liesse.“ Strasburger schliesst daraus, dass die Abtrennung gewisser Theile von den Keimzellen nicht überall zu ihrer Reifung nothwendig sei, dass

wir somit in den betreffenden Erscheinungen keine fundamentalen Vorgänge, wie etwa die Befruchtuug selbst — zu sehen haben, die überall auf derselben „morphologischen Grundlage“ abläuft, sondern Vorgänge, die nur für die Keimzellen bestimmter Organismen erforderlich sind „um die für den Geschlechtsact bestimmten Zellkerne in den hierzu nothwendigen physiologischen Zustand“ zu versetzen.

Ich möchte aber die Vermuthung, dass die Ausstossung des histogenen Theils der Kernsubstanz bei Reifung der Keimzellen ein auch bei Pflanzen allgemeiner, weil fundamentaler Vorgang ist, nicht deshalb aufgeben, weil derselbe noch nicht überall klar vorliegt. Der „Embryosack“ der Angiospermen ist ein so zusammengesetztes Gebilde, dass es mir mit Strasburger „wohl denkbar“ erscheint, „dass Vorgänge, welche der Anlage des Eies vorausgehen, schon in Beziehung zu der geschlechtlichen Ausbildung des Eikerns stehen“. Uebrigens würde es auch denkbar sein, dass eine pflanzliche Eizelle so einfach und so wenig histologisch specialisirt wäre, dass sie gar kein specifisches, histogenes Kernplasma zu enthalten brauchte, dass sie vielmehr von ihrem Ursprung an nur Keimplasma enthielte. Dann könnte natürlich auch ihre Reifung nicht mit einer Aussonderung somatischen Kernplasmas verbunden sein.

Ich habe bisher ganz von der Möglichkeit abgesehen, dass der Vorgang der Richtungskörperchen-Bildung vielleicht eine ganz andere, nämlich eine rein morphologische Deutung verlangt. In früherer Zeit konnte man wohl in ihm hauptsächlich nur eine phyletische Reminiscenz sehen, den letzten und physiologisch bedeutungslosen Rest eines ehemals bedeutungsvollen Vorgangs. Man

wird auch heute noch zugeben müssen, dass besonders bei den ächten Richtungskörpern der thierischen Eier ein Act vorkommt, der seine Erklärung in der physiologischen Bedeutung des Vorgangs nicht wohl haben kann; ich meine die abermalige Theilung der bereits vom Ei abgetrennten Richtungskörper. Bei vielen Arten entstehen aus den beiden vom Ei ausgestossenen Richtungskörpern durch Theilung eines jeden derselben vier, und diese besitzen häufig — so z. B. bei den von Trinchese beobachteten Nacktschnecken — vollkommen deutlich den Bau einer Zelle. Allein einmal ist diese abermalige Theilung nicht überall die Regel und dann ist es doch überaus unwahrscheinlich, dass ein Vorgang, der im ersten Stadium der Ontogenese, — oder eigentlich noch vor diesem sich abspielt, der also auf ungemein alte phyletische Stadien zurückweisen müsste, sich bis heute erhalten haben sollte, falls er nicht eine ganz hervorragende physiologische Bedeutung hätte. Als physiologisch bedeutungsloser Vorgang würde er längst verschwunden sein, das dürfen wir mit aller Bestimmtheit sagen, gestützt auf unsre Erfahrungen über das allmälige, allerdings sehr langsame, aber doch auch ganz sichere Verschwinden bedeutungslos gewordner Theile und Vorgänge im Laufe der Phylogenese. Wir müssen deshalb ohne allen Zweifel den Vorgang der Richtungskörperchen-Bildung für einen physiologisch höchst bedeutungsvollen halten. Das schliesst aber nicht aus, dass er nicht auch eine morphologische Wurzel haben könne, und ich bin weit entfernt, Versuche, eine solche nachzuweisen, wie sie z. B. kürzlich von Bütschli[1]) angestellt wurden, für unberechtigt zu halten.

[1]) Bütschli, „Gedanken über die morphologische Bedeutung der sog. Richtungskörperchen“ Biolog. Centralblatt, Bd. VI, p. 5. 1884.

Sollte es sich bestätigen, dass wir in der Ausstossung der Richtungskörper die Entfernung des histogenen Nucleoplasmas der Keimzelle zu sehen haben, so würde darin zugleich eine weitere Bestätigung der mit der Theorie von der Continuität des Keimplasmas eng zusammenhängenden Ansicht liegen, dass eine Rückbildung specialisirten Idioplasmas zu Keimplasma nicht vorkommt. Denn die Natur gibt keinen organisirten Stoff verloren, wenn er noch verwerthbar wäre; er wird preisgegeben, weil er nur höchstens noch als Nahrung (durch Resorption), nicht aber als lebendige Substanz verwerthbar ist.

III. Ueber das Wesen der Parthenogenese.

Wie bekannt, ist die Bildung der Richtungskörper von verschiedner Seite mit der Sexualität der Keimzellen in Verbindung gebracht und zu einer Erklärung der Parthenogenese benutzt worden. Es sei mir gestattet, hier darzulegen, welche Ansicht über das Wesen der Parthenogenese sich mir unter dem Einfluss der vorausgeschickten Anschauungen entwickelt hat.

Von den verschiednen Deutungen der Parthenogenese, welche bisher aufgetaucht sind, leuchtet vor allen die von Minot und Balfour aufgestellte Hypothese durch ihre Einfachheit und Klarheit hervor. Sie ergibt sich in der That in ungezwungener Weise und beinahe von selbst, sobald die Annahme dieser Forscher richtig ist, dass das Richtungskörperchen der männliche Theil der vorher zwittrigen Eizelle sei. Ein Ei, welches seine männliche Hälfte verloren hat, kann sich nicht zum Embryo entwickeln, es sei denn, es erhalte durch Befruchtung eine neue männliche Hälfte wieder. Umgekehrt wird ein Ei, welches seine männliche Hälfte nicht ausstösst, sich ohne Befruchtung entwickeln können, und so wird man auf diesem Wege ganz einfach zu dem Schluss geführt, dass die Parthenogenese auf der Nichtausstossung von Rich-

tungskörpern beruhe. Balfour sprach es gradezu aus, dass „die Function des Eies, Richtungskörper zu bilden, ausdrücklich von ihm angenommen worden sei, um Parthenogenesis zu verhüten“ (a. a. O. p. 74).

Ich kann natürlich diese Ansicht nicht theilen, da ich in der Ausstossung der Richtungskörper nur die Entfernung des ovogenen Kernplasmas sehe, welches die histologische Ausbildung der specifischen Eizellen-Structur bedingte. Ich muss annehmen, dass die Reifungsvorgänge beim parthenogenetischen Ei genau dieselben sind, wie beim befruchtungsbedürftigen, dass bei beiden das ovogene Kernplasma in irgend einer Weise beseitigt werden muss, ehe die Embryonalentwicklung beginnen kann.

Leider liegt die thatsächliche Basis für diese Annahme noch nicht so vollständig vor, als es zu wünschen wäre, vor Allem sind wir immer noch im Unklaren, ob bei parthenogenetischen Eiern Richtungskörper ausgestossen werden, oder nicht, denn es liegt noch kein Fall vor, in dem dies mit voller Sicherheit constatirt wäre. Freilich liefert dieser Mangel auch der gegnerischen Seite keine Stütze, denn die Arten, deren parthenogenetische Eier keine Richtungskörper bislang erkennen liessen, sind alle solche, bei deren befruchtungsbedürftigen Eiern ebenfalls noch keine Richtungskörper gesehen wurden. Trotzdem nun aber dieser Punkt der Ausstossung von Richtungskörperchen bei Parthenogenese noch dunkel ist, so muss doch soviel als nahezu sicher gelten, dass die Reifungserscheinungen thierischer Eier — mögen sie nun mit Ausstossung von Richtungskörperchen verbunden sein, oder nicht — gleich sind bei den parthenogenetischen und den befruchtungsfähigen Eiern ein und derselben Art. Das geht, wie mir scheint, vor Allem aus den

später noch genauer zu besprechenden Fortpflanzungserscheinungen der Bienen hervor, bei welchen nachweislich dasselbe Ei entweder befruchtet werden, oder sich parthenogenetisch entwickeln kann.

Wenn wir also sehen, dass die Eier mancher Arten die Fähigkeit besitzen, sich auch ohne Befruchtung zu entwickeln, die andrer Arten aber nicht, so muss der Unterschied zwischen beiderlei Eiern in etwas Anderm liegen, als in der Art der Umwandlung des Keimbläschens zum Eikern. Es gibt aber auch Thatsachen, die bestimmt darauf hinweisen, dass er in Verhältnissen liegen muss, die Schwankungen unterworfen sind, bei denen ein Mehr oder Weniger vorkommt, kurz, dass er in quantitativen, nicht in qualitativen Verhältnissen seinen Grund hat. Eine ganze Reihe von Insecten pflanzen sich ausnahmsweise auch parthenogenetisch fort, so manche Schmetterlinge, und zwar niemals in der Weise, dass alle Eier, welche ein unbegattetes Weibchen legt, sich entwickeln würden, sondern so, dass ein Theil, und zwar meist ein sehr kleiner Theil sich entwickelt, die andern aber absterben. Unter letzteren finden sich dann auch solche, welche zwar die Embryonal-Entwicklung beginnen, ohne sie aber durchführen zu können, und zwar ist die Stufe, auf welcher die Entwicklung stehen bleibt, eine verschiedne. Auch von den Eiern höherer Thiere ist es bekannt, dass sie, obgleich nicht befruchtet, dennoch die ersten Furchungsphasen durchlaufen können. Dies zeigte Leuckart[1]) am Froschei, Oellacher[2]) am Hühnerei und Hensen[3]) sogar am Säugethierei.

[1]) R. Leuckart in Artikel „Zeugung" in R. Wagner's Handwb. der Physiol. 1853, Bd. 4, p. 958.

[2]) Oellacher, „Die Veränderungen des unbefruchteten Keims des Hühncheneies" Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 22, p. 181. 1872.

[3]) Hensen, Centralblatt 1869, No. 26.

Es mangelt also in solchen Fällen nicht am Impuls, am Anstoss zur Entwicklung, wohl aber an der Kraft zu ihrer Durchführung. Da nun alle Kraft an Materie gebunden ist, so schliesse ich, dass hier zu wenig von jener Materie vorhanden ist, deren beherrschende Organisation den Aufbau des Embryos durch Umwandlung blossen Nährplasmas zu Stande bringt. Diese Substanz ist aber das Keimplasma des Furchungskerns. Ich nahm oben an, dass sich dieses Keimplasma im Laufe der Ontogenese aus sich selbst heraus verändere, indem bei ausreichender Ernährung durch das Zellplasma aus jedem vorhergehenden Zustand der nachfolgende mit Nothwendigkeit hervorgehe. Ich denke mir die Sache so, dass bei jeder Zelltheilung während des Aufbaues des Embryos Veränderungen in der Beschaffenheit des Kernplasmas eintreten und zwar entweder in beiden Kernhälften die gleichen, oder auch verschiedenartige. Es bilden sich dann also — wenn wir jetzt von der geringen Menge unveränderten Keimplasmas absehen, welches für die Bildung der Keimzellen reservirt wird — eine grosse Menge verschiedner Entwicklungsstufen des somatischen Kernplasmas, welche man mit 1, 2, 3, 4 bis n bezeichnen könnte, von denen jede um so verschiedenartigere Zellen enthält, je weiter die Entwicklung voranschreitet, je höher die erreichte Stufe ist. So würden also z. B. die beiden ersten Furchungskugeln die erste Stufe des somatischen Kernplasmas darstellen, eine Stufe, die sich ihrer Molekülarstructur nach noch nicht bedeutend vom Kernplasma des Furchungskerns unterscheiden wird; die vier ersten Furchungskugeln würden die zweite Stufe darstellen, die acht ersten die dritte u. s. w. Es ist klar, dass die Molekülarstructur des Kernplasmas mit jeder neuen Stufe sich weiter von derjenigen des Keimplasmas

entfernen muss, und dass gleichzeitig die Zellen jeder Stufe unter sich in der Molekülarstructur ihres Kernplasmas weiter auseinanderweichen müssen. Im Anfang der Entwicklung wird jede Zelle ihr eigenartiges Kernplasma besitzen müssen, da ihre weiteren Entwicklungswege eigenartige sind, erst in späteren Stadien kommt es dann auch zur massenhaften Bildung ganz oder doch nahezu gleichartiger Zellen, bei denen auch das gleiche Kernplasma vorausgesetzt werden muss.

Wenn wir nun die Annahme machen dürften, dass zur Durchführung dieses ganzen Processes der ontogenetischen Differenzirung des Keimplasmas eine bestimmte Menge desselben im Furchungskern enthalten sein müsse, und ferner, dass die Menge des im Furchungskern enthaltenen Keimplasmas Schwankungen unterliege, so würden wir verstehen, warum das eine Ei gar nicht anders als nach Befruchtung in Entwicklung tritt, ein anderes zwar die Entwicklung beginnt, aber nicht vollenden kann, während ein drittes sie vollständig durchführt. Wir würden auch verstehen, warum das eine Ei nur die ersten Phasen der Furchung durchläuft und dann stehen bleibt, das andere noch einige Schritte weiter vorwärts macht, das dritte fast bis zur Vollendung des Embryos sich entwickelt. Es würde dies eben davon abhängen, wie weit das Ei mit dem Keimplasma reicht, welches ihm bei Beginn der Entwicklung zur Verfügung stand; die Entwicklung müsste still stehen, sobald das Nucleoplasma nicht mehr im Stande wäre, die folgende Stufe aus sich hervorgehen zu lassen, in die folgende Kerntheilung einzutreten.

Von allgemeinen Gesichtspunkten aus würde diese Theorie viel leisten können, weil es durch sie möglich würde, die phyletische Entstehung der Parthenogenesis zu erklären

und sich eine Vorstellung davon zu machen, wie das sonderbare, oft scheinbar abrupte und willkürliche Vorkommen derselben etwa zu verstehen ist. Ich habe schon in meinen Daphniden-Arbeiten betont, dass die Parthenogenesis der Insecten und Crustaceen jedenfalls nichts Ursprüngliches, von jeher durch Vererbung Ueberliefertes ist, sondern eine erworbene Einrichtung. Wie könnten wir auch sonst sie bei naheverwandten Arten oder Gattungen vorfinden oder vermissen, und sie bei Weibchen beobachten, die den gesammten Begattungsapparat besitzen und bei denen doch die Männchen vollkommen fehlen. Ich will nicht alle die Gründe wiederholen, mit denen ich damals schon diesen Satz zu beweisen suchte[1]); grade bei Daphniden lässt es sich mit grosser Sicherheit schon deshalb erschliessen, weil die Vorfahrengruppe derselben, die Phyllopoden und speciell die Esteriden noch heute leben, und weil diese keine Parthenogenese besitzen, wie denn überhaupt bei den Daphniden die ganze phyletische Entstehung der Parthenogenese in ihrem Verlauf und ihren Motiven klarer vorliegt, als irgendwo anders. Man gewinnt dabei noch entschiedner als bei andern Gruppen — die Blattläuse etwa ausgenommen — die Ueberzeugung, dass die Parthenogenese eine Einrichtung ist, die für gewisse Lebensbedingungen einer Art äusserst vortheilhaft, nur dann und nur insoweit angenommen wird, als sie nützlich ist; und weiter, dass mindestens in dieser Ordnung die Einrichtung der Parthenogenese bei jeder Art möglich war und angenommen werden konnte, sobald sie nützlich wurde. Dies würde sich leicht verstehen lassen, wenn nur ein

[1]) Weismann, „Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden". Leipzig 1876—79, Abhandlung VII u. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIII.

Plus von Keimplasma dazu gehörte, um ein Ei ohne Befruchtung zur Entwicklung fähig zu machen.

Untersuchen wir nun die Grundlagen dieser Hypothese, so wird der eine Theil der Voraussetzungen, dass nämlich Schwankungen in der Menge des Keimplasmas des Furchungskerns vorkommen, ohne Weiteres als richtig angenommen werden dürfen, da es überhaupt keine absolute Gleichheit bei irgend einem Theil verschiedner Individuen gibt; sobald also diese Schwankungen so gross vorkommen, dass Parthenogenese eintritt, so wird durch Selection dieselbe zur herrschenden Fortpflanzungsform der Art, oder gewisser Generationen der Art erhoben werden können. Es fragt sich nur, ob die Vorstellung, dass die Masse des im Furchungskern enthaltenen Keimplasmas den Ausschlag gibt, richtig ist, oder für jetzt, ob sie sich bis zu gewissem Grad wahrscheinlich machen lässt und nicht im Widerstreit steht mit Thatsachen.

Auf den ersten Blick scheint diese Annahme auf Schwierigkeiten zu stossen; man wird einwerfen, dass der Eintritt und die Durchführung der Embryobildung unmöglich von der Masse des Nucleoplasmas im Furchungskern abhängen könne, da dieselbe doch jeden Augenblick durch Wachsthum vermehrt werden kann? Wir sehen bekanntlich die Kernsubstanz während der Embryobildung in ausserordentlichem Maasse und mit erstaunlicher Raschheit sich vermehren; eine ungefähre Berechnung ergab mir [1]) z. B., dass im Ei einer Gallwespe die Kernmasse im Beginn der Keimhautbildung und der Anwesenheit von 26 Kernen schon das Siebenfache der Masse des Furchungs-

---

[1]) Weismann, „Beiträge zur Kenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge im Insectenei.“ Bonn 1882, p. 106.

kerns enthalten ist. Wie sollte es nun da denkbar sein, dass die Embryobildung aus Mangel an Kernsubstanz je stille stünde, und wenn dies der Fall wäre, wie konnte sie da überhaupt beginnen? Man könnte denken, wenn überhaupt Keimplasma in genügender Menge vorhanden ist, um die Furchung einzuleiten, dann muss es auch ausreichen, um die Entwicklung durchzuführen, denn es wächst ja unausgesetzt und müsste also stets auf der Höhe bleiben können, die es zu Anfang besass, und die eben grade genügte, um die folgende Theilung einzuleiten; wenn aber auf jeder ontogenetischen Stufe die Masse des Kernplasmas grade genügt, um die folgende Stufe zu erreichen, dann müsste die gesammte Ontogenese nothwendig vollendet werden.

Der Fehler in dieser Deduction liegt darin, dass sie das Wachsthum der Kernsubstanz als unbegrenzt und unbedingt voraussetzt. Das ist sie aber nicht; vielmehr hängt die Intensität des Wachsthums, abgesehen von der Qualität des Kerns und von der Ernährung, die wir als gleich annehmen wollen, jedenfalls auch von der Quantität der Kernsubstanz ab, mit welcher Wachsthum und Theilungsvorgänge beginnen. Es muss ein Optimum der Quantität geben, bei welchem das Kernwachsthum am raschesten und leichtesten vor sich geht, und dieses wird eben mit der Normalgrösse des Furchungskerns gegeben sein. Diese Grösse genügt grade, um in bestimmter Zeit und unter bestimmten äussern Bedingungen die zum Aufbau des Embryos nöthige Kernsubstanz zu erzeugen und die lange Reihe von Zelltheilungen hervorzurufen. Ist der Furchungskern kleiner, aber doch gross genug, um in Theilung zu treten, so werden die Kerne der zwei ersten Embryonalzellen noch um etwas mehr hinter ihrer normalen Grösse

zurückbleiben, weil eben wegen zu geringer Grösse des Furchungskerns das Wachsthum desselben während und nach der Theilung ein minder rasches sein wird. Da nun aber die Kerne während der Embryobildung nicht in den Ruhezustand gelangen, vielmehr sofort wieder zur Theilung schreiten, so müssen sie in diesem Fall immer mehr und mehr hinter der normalen Grösse des betreffenden Stadiums zurückbleiben; ihr Wachsthum muss immer weniger intensiv werden, je weiter sie hinter dem Optimum der Grösse zurückbleiben. Schliesslich muss ein Zeitpunkt eintreten, in welchem sie zur Theilung überhaupt nicht mehr im Stande sind, oder doch wenigstens den Zellkörper nicht mehr so beherrschen, dass sie ihn zur Theilung zwingen können.

Der erste entscheidende Zeitpunkt für die Embryonalentwicklung ist die Reife des Eies, die Umwandlung des Keimbläschens zur Richtungsspindel und die Beseitigung des ovogenen Kernplasmas durch die Abschnürung der Richtungskörperchen oder einen analogen Vorgang. Das Eintreten dieses Vorgangs selbst muss seine Ursache haben und ich suchte oben schon zu zeigen, dass sie in dem Massen-Verhältniss liegen kann, welches sich bis zu diesem Moment zwischen den beiderlei Plasma-Arten des Keimbläschens ausgebildet hat. Ich denke mir, dass die zuerst geringe Menge des Keimplasmas allmälig so herangewachsen ist, dass sie nun zum ovogenen Plasma in Gegensatz treten kann. Ich will das nicht weiter ausführen, da der Thatsachen-Boden dazu nicht ausreicht, dass aber überhaupt ein Gegensatz der Kräfte bei der Kerntheilung sich einstellt und die bewegende Ursache der Theilung ist, das lehrt der Augenschein, und Roux[1]) kann sehr wohl im

---

[1]) W. Roux, „Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren". Leipzig 1883.

Recht sein, wenn er diesen Gegensatz auf elektrische Kräfte bezieht. Mag dem aber sein, wie ihm will, das Eine ist nicht zu bezweifeln, dass die Entwicklung dieses Gegensatzes auf innern Zuständen des Kerns selbst, wie sie sich während des Wachsthums ausbilden, beruht. Es kann nicht allein von der Masse des Kernfadens abhängen, ob der Kern in Theilung eintritt oder nicht, sonst könnten nicht zwei Theilungen unmittelbar auf einander folgen, wie es doch grade bei der Abschnürung der beiden Richtungskörperchen der Fall ist, und ebenso bei den nachträglichen Theilungen der bereits abgelösten Richtungskörper. Es müssen innere Zustände des Kerns neben seinem Masse-Verhältniss dabei eine wesentliche Rolle spielen, die Masse allein nöthigt noch nicht zur Kerntheilung, sonst würde das Keimbläschen sich lange vor der Reifung des Eies theilen, da es ja viel mehr Nucleoplasma enthält, als z. B. der nach Ausstossung der beiden Richtungskörper zurückbleibende Eikern, der doch in den meisten Fällen zu weiteren Theilungen unfähig ist. Dass aber auf der andern Seite auch die Masse dabei eine wesentliche Rolle spielt, zeigt der sofortige Eintritt des durch Copulation des Ei- und Spermakerns gebildete Furchungskern. Man hat sich wohl die Wirkung der Befruchtung nach Analogie des Funkens vorgestellt, der in ein Pulverfass fällt: die Masse explodirt, d. h. die Furchung beginnt; es werden auch heute noch Manche dazu neigen den polaren Gegensatz, der sich durch Kerntheilung unmittelbar nach dem Moment der Befruchtung kundgibt, auf den Gegensatz des Weiblichen und Männlichen zu beziehen. Dem muss aber ganz bestimmt entgegengehalten werden, dass der polare Gegensatz bei jeder Kerntheilung nach den bedeutungsvollen Entdeckungen Flemming's und van Beneden's nicht in der Gegen-

überstellung männlicher und weiblicher Kernschleifen, sondern in der Gegenüberstellung und gegenseitigen Abstossung der beiden Hälften derselben Kernschleifen beruht. Die Schleifen des Vaters und der Mutter bleiben beisammen durch die ganze Ontogenese hindurch.

Was kann es nun also sein, was die Kerntheilung nach der Befruchtung hervorruft, und was fehlt, dass sie ohne diese in den meisten Fällen nicht eintritt? Es gibt nur eine Möglichkeit, nämlich die plötzlich durch die Copulation aufs Doppelte angewachsene Masse des Kerns. In der Differenz des väterlichen und mütterlichen Kerns kann der Grund nicht liegen, möchte dieselbe auch von einer uns gänzlich unbekannten und verborgenen Natur sein, weil eben die Polarität sich nicht zwischen der väterlichen und mütterlichen, sondern innerhalb jeder väterlichen und mütterlichen Kernhälfte entwickelt. Wir sind also genöthigt zu schliessen, dass die Vermehrung der Masse des Kerns den Anstoss zur Theilung gibt, zu welcher die Disposition schon vorher vorhanden war. Mir scheinen auch dieser Annahme theoretische Schwierigkeiten nicht entgegenzustehen, vielmehr ist es eine naheliegende Vermuthung, dass neben innern Verhältnissen des Kerns vor Allem sein Massenverhältniss zu dem des Zellkörpers in Betracht kommt. Es ist denkbar oder vielleicht sogar wahrscheinlich, dass der Kern zur Theilung schreitet, sobald seine wirksame Substanz eine gewisse Mächtigkeit erreicht hat, unbeschadet der oben gemachten Annahme, dass gewisse innere Zustände der Kernsubstanz selbst vorhanden sein müssen, damit Theilung eintreten könne. Diese Zustände können vorhanden sein und die Theilung tritt dennoch nicht ein, weil das richtige Massenverhältniss

zwischen Kern und Zelle oder zwischen den verschiednen Idioplasma-Arten des Kerns noch nicht da ist. So denke ich mir den Zustand eines befruchtungsbedürftigen Eies nach Ausstossung der ovogenen Kernsubstanz, d. h. der Richtungskörperchen. Dass diese ausgestossen wurden beweist eben, dass die Masse des Kerns vorher genügte, um Theilung hervorzurufen. Nachher genügt sie aber nicht mehr dazu.

Ein Beispiel wird meine Meinung noch deutlicher machen. Bei Ascaris megalocephala bildet die Kernsubstanz des Eikerns zwei Schleifen, die des Spermakerns ebenfalls, der Furchungskern enthält also vier Schleifen und ebenso die ersten Furchungszellen. Gesetzt nun, die erste embryonale Kerntheilung erfordere soviel Kernsubstanz, als zur Bildung von vier Schleifen gehört, so würde ein Ei, welches nur zwei oder drei Schleifen aus seinem Kernfaden bilden kann, sich unmöglich parthenogenetisch entwickeln können, es würde auch die erste Theilung nicht zu Stande bringen. Nehmen wir weiter an, dass vier Schleifen zwar genügen, um Kerntheilung einzuleiten, dass aber zur Durchführung der ganzen Ontogenese (einer bestimmten Art) vier Schleifen von bestimmter Grösse und Masse nothwendig sind, so würden Eier, deren Eikern einen Kernfaden von nur eben genügender Länge besitzt, um sich in vier Segmente zu zerlegen, zwar die erste Theilung durchführen können, vielleicht auch noch die zweite, dritte — n^{te}, aber auf irgend einem Punkte der Ontogenese wird die Kernsubstanz ungenügend werden und die Entwicklung wird stille stehen. Das wären dann jene Eier, die ohne Befruchtung zwar in Entwicklung eintreten, aber vor Beendigung derselben still stehen. Man könnte diese Verlangsamung der Entwicklung bis zu schliesslichem Stillstand

etwa einem Eisenbahnzug vergleichen, der eine Reihe von Anschlüssen zu erreichen hat und der wegen mangelhafter Maschine zu langsam fährt. Er erreicht aber, wenn auch mit einiger Verspätung, noch den ersten, vielleicht, wenn auch mit noch grösserer Verspätung, auch noch den zweiten oder dritten Anschluss, aber schliesslich — da die Verspätung immer wächst — muss er ihn verfehlen. Die Kernsubstanz wächst während der Entwicklung unausgesetzt; aber das Tempo ihrer Zunahme ist bedingt durch die zwei Factoren ihrer eignen Masse und der Ernährung. Die Ernährung nun hängt bei der Entwicklung des Eies von der Masse des Zellkörpers ab, die gegeben ist und nicht vergrössert werden kann, wenn nun die Kernmasse von Anfang an um Etwas zu gering war, so wird sie von Stadium zu Stadium immer ungenügender werden, da ihr Wachsthum geringer ist, als es selbst bei normaler Anfangsmasse hätte sein müssen, folglich von Stufe zu Stufe ein immer stärkeres Zurückbleiben hinter der Normalmasse eintreten muss, ähnlich jenem Eisenbahnzug, der immer weiter hinter den Anschlussstationen zurückbleibt, weil seine Maschine, mag sie auch möglichst stark geheizt werden, die normale Fahrgeschwindigkeit nicht erreichen kann.

Man wird mir einwerfen, dass die vier Schleifen bei Ascaris doch nicht zur Kerntheilung nothwendig sein könnten, da ja bei der Abtrennung der Richtungskörper eine Kerntheilung stattfinde, aus der der Eikern mit nur zwei Schleifen hervorgehe. Allein das beweist doch nur, dass die Masse von vier Schleifen nicht für alle Kerntheilungen nöthig ist, keineswegs widerlegt es die Annahme, dass zur Theilung des Furchungskerns diese bestimmte Masse, deren sichtbarer Ausdruck die vier Schleifen sind,

auch entbehrt werden könnte. Man darf doch die Zellsubstanz nicht ganz ausser Acht lassen; wenn sie auch nicht der Träger der Vererbungstendenzen ist, so ist sie doch für jede Action des Kerns nothwendig und sicherlich auch in hohem Grade bestimmend. Nicht umsonst steigt bei allen thierischen Eiern, die wir kennen, das Keimbläschen zur Reifungszeit an die Oberfläche des Eies und vollzieht dort seine Umwandlung; offenbar ist es dort ganz andern Einflüssen von Seiten des Zellkörpers unterworfen, als im Centrum des Eies und gewiss könnte eine so ungleiche Zelltheilung, wie sie bei der Abschnürung der Richtungskörperchen erfolgt, gar nicht stattfinden, wenn der Kern im Centrum des Eies liegen bliebe.

Das hindert aber nicht, dass nicht unter Umständen die Kernsubstanz des Eikerns nach Abschnürung der Richtungskörper doch grösser sein und die nöthigen vier Kernschleifen bilden könnte. Eier also, bei welchen die Masse des Eikerns — das Keimplasma — so gross wäre, dass die erforderlichen vier Kernschleifen in normaler Grösse ebenso gross als sie durch Befruchtung gebildet werden, sich ausgestalten könnten, das wären Eier, die auf parthenogenetischem Wege sich entwickeln könnten und müssten.

Natürlich ist die Vierzahl der Schleifen nur als Beispiel gewählt; für jetzt wissen wir noch nicht, ob überall grade vier Schleifen im Furchungskern liegen, überhaupt ruhen ja diese ganzen Erwägungen, soweit sie ins Einzelne gehen, auf willkürlicher Annahme, aber die Grundvorstellung, dass die Masse des Kerns entscheidet ceteris paribus, muss ich für richtig und für einen aus den Thatsachen hervorgehenden Schluss halten. Es liegt auch gar nicht ausserhalb des Bereichs der Möglichkeit, dass es noch ge-

lingen werde, die Richtigkeit dieser Annahme zu erweisen. Wenn es gelingt, bei ein und derselben Art die Kernschleifen des durch Befruchtung und andrerseits des auf parthenogenetischem Wege gebildeten Furchungskerns zu ermitteln, so wird die Entscheidung gegeben sein.

Man wird mir aber vielleicht die Fortpflanzung der Bienen als Einwurf entgegenhalten. Aus dem gleichen Ei wird hier ein weibliches oder ein männliches Thier, je nachdem das Ei befruchtet wurde, oder nicht; dasselbe Ei, was befruchtet werden kann, vermag also, falls es keinen Samenfaden erhält, sich parthenogenetisch zu entwickeln. Die befruchtete Königin hat es in ihrer Gewalt, ein Ei zum Männchen oder Weibchen werden zu lassen, indem sie dasselbe unbefruchtet ablegt oder Sperma hinzutreten lässt. Sie „weiss es im Voraus,“ [1]) ob das Ei sich weiblich oder männlich entwickeln wird, und legt die einen in Arbeiter- oder Königin-Zellen, die andern in Drohnen-Zellen. Nach den Entdeckungen Leuckart's und von Siebold's sind alle Eier an sich entwicklungsfähige männliche und werden nur durch Befruchtung in weibliche verwandelt. Dies scheint unvereinbar mit der hier vorgetragenen Ansicht von der Ursache der Parthenogenese, denn wenn wirklich dasselbe Ei mit genau demselben Inhalt, vor Allem mit genau demselben Furchungskern sich geschlechtlich oder parthenogenetisch entwickeln kann, dann muss die Befähigung zu parthenogenetischer Entwicklung anderswo ihren Grund haben, als in der Quantität des Keimplasmas.

---

[1]) So drücken sich die Bienenzüchter aus, z. B. der verdiente von Berlepsch; genauer gesprochen würde man natürlich sagen müssen, der Anblick einer Drohnenzelle reize die Biene zum Ablegen eines unbefruchteten, der Anblick einer Arbeiter- oder Königin-Zelle zur Ablage eines befruchteten Eies.

So scheint es; ich glaube aber, dass dem nicht so ist. Ich bezweifle zwar durchaus nicht, dass wirklich dasselbe Ei sich mit oder ohne Befruchtung entwickeln kann, vielmehr habe ich aus sorgfältigem Studium der zahlreichen und vortrefflichen Untersuchungen über diesen Punkt, welche ausser von den oben Genannten in ganz besonders schlagender Weise auch von Bessels[1]) angestellt wurden, die Ueberzeugung der Richtigkeit und Unumstösslichkeit dieses Satzes gewonnen. Man muss unumwunden anerkennen, dass dieselben Eier, welche unbefruchtet sich zu Drohnen entwickeln, Arbeiterinnen oder Königinnen geben, wenn sie befruchtet werden. Schon ein einziger Versuch, wie ihn Bessels anstellte, ist dafür beweisend. Er schnitt einer jungen Königin die Flügel ab, machte sie dadurch unfähig zum Hochzeitsflug und beobachtete nun, dass alle Eier, die sie legte, sich zu männlichen Individuen entwickelten. Er hatte den Versuch in anderer Absicht angestellt, nämlich um den Beweis zu führen, dass aus unbefruchteten Eiern Drohnen entstehen; da aber junge, eben befruchtete Königinnen normaler Weise nur weibliche Eier, d. h. befruchtete legen, so beweist der Versuch zugleich den obigen Satz, denn dieselben, zuerst reifenden Eier würden befruchtet worden sein, falls die Königin begattet gewesen wäre. Die Annahme, dass die Königin zu gewisser Zeit etwa befruchtungsbedürftige, zu anderer Zeit parthenogenetische Eier hervorbringe, ist durch diesen Versuch vollkommen ausgeschlossen: die Ovarial-Eier müssen alle genau von derselben Art sein, es gibt keinen Unter-

[1]) E. Bessels, „Die Landois'sche Theorie widerlegt durch das Experiment", Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 18, p. 124. 1868.

schied zwischen solchen, die befruchtet werden und solchen, die nicht befruchtet werden.

Folgt nun aber daraus, dass die Masse des Keimplasmas im Furchungskern das Entscheidende für den Beginn der Embryonalentwicklung nicht sein kann? Ich glaube nicht. Es ist ja sehr wohl denkbar, dass der Eikern, nachdem er sich des ovogenen Nucleoplasmas entledigt hat, in doppelter Weise zum Furchungskern vervollständigt werden kann, einmal durch Copulation mit einem Spermakern und dann durch einfaches Wachsthum auf das Doppelte seiner Masse. Es liegt in dieser letzteren Annahme so wenig etwas Unwahrscheinliches, dass man vielmehr eher zu fragen geneigt ist, warum denn ein solches Wachsthum nicht bei allen Eiern eintritt, wenn sie unbefruchtet bleiben? Darauf wird denn die richtige Antwort wohl die sein, dass es der Natur auf die Durchführung der geschlechtlichen Fortpflanzung ankam und eine allgemein stattfindende Parthenogenesis nur dadurch verhütet werden konnte, dass die Eier steril gemacht wurden, falls sie unbefruchtet blieben. Dies geschah dadurch, dass der Eikern nach Ausstossung des ovogenen Nucleoplasmas die Fähigkeit weiter zu wachsen verlor.

Der Fall der Biene beweist sehr schön, dass der Unterschied zwischen Eiern, die der Befruchtung bedürfen und solchen, die sie nicht bedürfen, erst nach der Reifung des Eies und nach der Entfernung des ovogenen Plasmas eintritt. Die Vermehrung des Keimplasmas kann unmöglich hier schon vorher dagewesen sein, denn sonst würde der Eikern in jedem Falle allein schon die Embryonalentwicklung einleiten und das Ei könnte — aller Wahrscheinlichkeit nach — überhaupt nicht be-

fruchtet werden. Denn der Gegensatz von Ei- und Spermakern beruht doch wohl eben darauf, dass jeder für sich allein ungenügend ist und der Ergänzung bedarf; wenn diese Ergänzung auf das Doppelte also schon vorher geleistet wäre, so würde der Eikern entweder dann keine Anziehung mehr auf den Spermakern ausüben, oder es würde — wie in den interessanten Superfötationsversuchen von Fol — zwar die Copulation eintreten, aber Missbildung des Embryo die Folge sein. Bei Daphniden glaube ich seiner Zeit gezeigt zu haben,[1]) dass die Sommereier sich nicht nur parthenogenetisch entwickeln, sondern dass sie niemals befruchtet werden, und dies wird vielleicht seinen Grund darin haben, dass sie nicht befruchtungsfähig sind, weil ihr Furchungskern bereits gebildet ist.

Bei den Bienen wird also der Eikern, welcher sich mit der Reifung des Eies aus dem Keimbläschen bildet, entweder sich mit einem Spermakern copuliren, oder aber — falls kein Samenfaden das Ei erreicht — aus eigner Kraft zur doppelten Masse des Furchungskerns heranwachsen. Dass dabei im letzteren Fall der Embryo männlichen, im letzteren weiblichen Geschlechtes wird ist eine Thatsache, die hier nicht weiter in Betracht kommt.

Es ist klar, dass ein solches Wachsen des Keimplasmas zunächst zwar wohl von der Ernährung des Kerns abhängt, d. h. also vom Eizellkörper, in erster Linie aber von innern Zuständen des Kerns selber, von seiner Wachsthumsfähigkeit. Es ist anzunehmen, dass diese letzere dabei die Hauptrolle spielt, da ja überall in der organischen Natur die Grenze, welche dem Wachsthum gesetzt ist, auf innern Zuständen des wachsenden Körpers beruht, und nur

[1]) „Daphniden" Abhandl. VI, p. 324.

in mässigem Grad durch Unterschiede der Ernährung verschoben werden kann. Die phyletische Erwerbung der Fähigkeit zu parthenogenetischer Entwicklung wird also auf einer Verschiebung der Wachsthumsfähigkeit des Eikerns beruhen.

Die hier vorgetragene Auffassung der Parthenogenese nähert sich am meisten der Ansicht Strasburger's, insofern dieser das Ausbleiben parthenogenetischer Entwicklung ebenfalls auf die zu geringe Menge des nach Ausstossung der Richtungskörperchen im Ei zurückbleibenden Nucleoplasma bezieht, sie weicht aber von ihm darin ab, dass sie dies Eintreten von Parthenogenese nur in einer Vermehrung dieses Nucleoplasmas auf die normale Grösse des Furchungskerns sieht. Strasburger vermuthet „besonders günstige Ernäherungsbedingungen, welche dem Mangel an Nucleo-Idioplasma entgegenwirken", während mir die Ernährung schon deshalb in zweiter Linie zu stehen scheint, weil bei den Bienen dasselbe Ei befruchtet oder parthenogenetisch sich entwickeln kann, die Ernährungsbedingungen des Kerns also in beiden Fällen die gleichen sind. Strasburger[1]) stellt drei Möglichkeiten auf, wie Parthenogenese zu Stande kommen könne; er denkt zunächst an eine „Ergänzung des Idioplasmas im Eikern" durch besonders günstige Ernährungsverhältnisse. Dabei wird man freilich sofort zu der Frage geführt, warum denn ein Theil dieses „Idioplasmas" vorher ausgestossen werden musste, wenn er doch unmittelbar darauf wieder nothwendig wurde. Das würde sich nur durch die oben gemachte Voraussetzung erklären, dass das ausgestossene Kernplasma von anderer Beschaffenheit sei, als das jetzt

---

[1]) A. a. O. p. 150.

neu gebildete. Freilich wissen wir ja auch noch nicht sicher; ob bei den Eiern, bei welchen Parthenogenese vorkommt, ein Richtungskörperchen ausgestossen wird, aber wir wissen doch, dass das Ei der Biene dieselben Reifeerscheinungen durchmacht, mag es befruchtet werden, oder nicht. Die zweite Möglichkeit, „dass unter diesen Bedingungen das halbe (— oder wohl richtiger viertel —) Idioplasma des Eikerns zur Einleitung der Entwicklungsvorgänge im Cyto-Idioplasma genüge“, kann ich kaum für annehmbar halten, und die letzte, „dass das Cyto-Idioplasma hier, von der Umgebung aus ernährt, an Masse zunahm und den Eikern zwang in Theilung einzutreten“, setzt voraus, dass der Zellkörper den Anstoss zur Theilung des Kerns gibt, was jedenfalls noch nicht erwiesen ist. Mir scheinen die Thatsachen viel mehr darauf hinzuweisen, dass der Zellkörper nur die Bedeutung eines Nährbodens für den Kern hat und grade die von Strasburger angezogenen, schon erwähnten Beobachtungen von Fol über Superfötation scheinen mir dies des Weiteren zu belegen. Wenn Spermakerne im Ueberschuss ins Ei eindringen, so können diese unter dem ernährenden Einfluss des Zellkörpers zu Attractionscentren werden und einen Amphiaster bilden, d. h. den ersten Schritt zur Kern- und Zelltheilung thun. Sie können nicht den ganzen Zellkörper beherrschen und zur Theilung bringen, aber sie erzwingen sich eine gewisse Machtsphäre, und sie thun dies, nachdem sie auf Kosten des Zellkörpers zu einer gewissen Grösse herangewachsen sind. Strasburger hat ganz Recht, wenn er dies eine „partielle Parthenogenesis“ nennt; eine solche wird aber vermuthlich jeder Eikern auch eingehen, nur dass er sie nicht in allen den Fällen zu totaler Parthenogenesis steigern kann, wo er — wie hier der Spermakern — vermöge der ihm inne-

wohnenden Assimilationskraft nicht die genügende Grösse erlangen kann. Aber nicht die Zelle zwingt den Kern zur Theilung, sondern umgekehrt. Es wäre auch vollkommen irrig zu glauben, dass parthenogenetische Eier ein grösseres Nährmaterial enthalten müssten, um dadurch den Kern besser zu nähren. Die parthenogenetischen Eier von gewissen Daphniden (Bytotrephes, Polyphemus) sind sehr viel kleiner, als die befruchtungsbedürftigen Wintereier derselben Arten; auch ist es ein Irrthum, wenn Strasburger meint, es sei „mit Sicherheit festgestellt, dass günstige Ernährungsbedingungen bei Daphniden parthenogenetische Entwicklung veranlassen, während ungünstige Bedingungen die Bildung befruchtungsbedürftiger Eier hervorrufen". Allerdings hat sich Carl Düsing[1]) in seinem beachtenswerthen Buch über die Entstehung des Geschlechts mit Geschick und Scharfsinn bemüht, aus meinen Versuchen und Beobachtungen über die Fortpflanzung der Daphniden. den Satz zu erweisen, dass „sich je nach der Stärke der Ernährung im Ovarium Winter- oder Sommereier bilden", ich glaube aber nicht, dass ihm dies gelungen ist. Jedenfalls kann von einer „Sicherstellung" desselben keine Rede sein. Wohl habe ich beobachtet, dass bei solchen Daphniden (Sida), welchen man in Gefangenschaft nicht die richtige Nahrung verschaffen kann, welche also Hunger leiden, die reifenden Eier in ihren Ovarien zerfallen und resorbirt werden, dass also solche Thiere gewissermassen ihr Leben fristen auf Kosten ihrer Nachkommenschaft, aber es wäre ganz verfehlt, wollte man mit Düsing aus der Aehnlichkeit, welche solche schwindenden Eifollikel mit den bei der

---

[1]) Carl Düsing, „Die Regulirung des Geschlechtsverhältnisses". Jena 1884.

Wintereibildung normalerweise sich auflösenden Keimzellengruppen besitzen, den Schluss ziehen, dass bei einem mässigeren Grad von Hunger Wintereier gebildet worden wären. Düsing citirt ferner meine gelegentliche Angabe, dass Bildung von Dauereiern bei Daphnia öfters in solchen Versuchsgläsern eingetreten sei, die ich „längere Zeit nachzusehen versäumt und in denen sich nun eine zahlreiche Nachkommenschaft angesammelt hatte". Er schliesst völlig irrthümlich auf Nahrungsmangel in diesen vernachlässigten Gläsern; hätte ich einen solchen Schluss voraussehen können, so würde ich ihm leicht haben vorbeugen können durch den Zusatz, dass grade in solchen Gläsern eine ungestörte Wucherung verschiedentlicher Algen stattfand, so dass nicht Mangel, sondern Ueberfluss an Nahrung in ihnen herrschte. Ich habe übrigens seither directe Versuche angestellt, indem ich Jungfernweibchen so knapp wie möglich ernährte; sie gingen aber in keinem Fall zur geschlechtlichen Fortpflanzung über [1]).

Es gehört schon einige Voreingenommenheit dazu, um nicht zu sehen, dass schon die Genese der beiderlei Eier selbst eine Entstehung der Sexualeier aus Mangel und schlechterer Ernährung gradezu ausschliesst. Die befruchtungsbedürftigen Dauereier sind stets grösser, als die parthenogenetischen „Sommer"-Eier und brauchen weit mehr Nährmaterial, als diese. Bei Moina z. B. gehören zur Bildung eines Dauereies über 40 grosse Nährzellen, zu der eines Sommereies nur 3! Düsing kennt diese Thatsachen und führt sie an! Wie sollte auch Dauerei-Bildung von schlechterer Ernährung abhängen, da doch die Zeit der

---

[1]) Ich denke diese Versuche an einem andern Orte gelegentlich im Zusammenhang mit andern Beobachtungen mitzutheilen.

Dauerei-Bildung grade die des allerreichlichsten Nahrungsvorraths ist. Bei allen Seebewohnern z. B. tritt die sexuelle Fortpflanzung erst gegen den Herbst hin auf, die Dauereier sind hier ächte Wintereier, bestimmt, die Art über den Winter hinaus zu erhalten. Zu keiner Zeit des Jahres aber ist die Nahrung der Daphniden so reichlich vorhanden, wie im September und October, oft auch noch bis tief in den November hinein (in Süddeutschland). Für die zahlreichen Moderfresser sind die Wasser zu dieser Zeit angefüllt mit Flocken pflanzlicher und thierischer Zerfallproducte, für die räuberischen Polyphemiden wimmelt es von allen Arten von Crustaceen, Räderthieren und Infusorien; wo sollte da Mangel an Nahrung herkommen? Wer je im Herbst mit dem feinen Netz in unsern Süsswassern gefischt hat, der wird zuerst erstaunt gewesen sein über den enormen Reichthum an niederen Thieren, und dies um so mehr, wenn er im Stande war, es mit der spärlichen Frühjahrsbevölkerung derselben Oertlichkeiten zu vergleichen. Im Frühjahr und Sommer aber pflanzen sich die betreffenden Daphniden durch Parthenogenese fort. Ich bin weit entfernt, meine Versuche an Daphniden für erschöpfend und abschliessend zu halten, und habe dies ja auch bei ihrer Veröffentlichung gesagt, aber so viel scheint mir allerdings durch sie festgestellt zu sein, dass directe, das einzelne Individuum treffende Einflüsse, heissen sie Ernährung oder Temperatur oder sonstwie, nicht die Art der Eier bedingen, welche hervorgebracht werden, sondern der indirecte Einfluss der Lebensbedingungen, vor Allem die durchschnittliche Häufigkeit des Eintritts von schädlichen, die gesammte Colonie vernichtenden Ereignissen, wie sie die Winterkälte, oder das sommerliche Austrocknen der Pfützen darstellen. Ich kann gegenüber

Düsing nur auf das verweisen, was ich früher gegen Herbert Spencer[1]) vorbrachte, der schon dieselbe Ansicht aufgestellt hat, „dass herabgesetzte Ernährung die geschlechtliche Fortpflanzung zur Folge habe“.

Eine meiner Beobachtungen scheint nun freilich dieser Ansicht eine Stütze zu gewähren, aber doch nur, wenn man sie ausser Zusammenhang betrachtet. Ich meine das Verhalten der Gattung Moina, die Thatsache, dass beim Fehlen von Männchen solche Weibchen von Moina, welche Sexualeier in ihren Ovarien tragen, und welche auch später beim Vorhandensein von Männchen nur befruchtungsbedürftige Eier producirt haben würden, zur Bildung parthenogenetischer Sommereier übergehen, falls das betreffende Winterei nicht abgelegt, sondern im Eierstock resorbirt wird. Das sieht freilich auf den ersten Blick so aus, als ob die durch den Zerfall des grossen Wintereies gesteigerte Nahrungszufuhr im Ovarium die Erzeugung parthenogenetischer Eier hervorrufe. Dieser Anschein wird noch erhöht durch Folgendes. Der Uebergang zur Parthenogenese kommt nur bei der einen Art von Moina, bei Moina rectirostris vor, bei dieser aber stets und ohne Ausnahme; bei der andern von mir untersuchten Art, Moina paradoxa werden einmal gebildete Wintereier auch stets abgelegt, und bei dieser Art gehen solche Weibchen nicht zur Sommerei-Bildung über. Dennoch ist Düsing im Irrthum, wenn er dieses Beharren bei der Bildung von Sexualeiern darauf bezieht, dass hier die starke Zufuhr von Nahrung durch das im Ovarium zerfallende Ei in Wegfall kommt. Bei vielen andern Daph-

[1]) Weismann, Daphniden. Abhandl. VII, p. 329; Herbert Spencer, „Die Principien der Biologie“; deutsch von Vetter, Stuttgart 1876, p. 249.

niden, die ich untersucht habe, wenden sich die Weibchen häufig wieder der Bildung parthenogenetischer Sommereier zu, nachdem sie ein oder mehrmals befruchtete Dauereier abgelegt haben. So verhält es sich z. B. bei allen Daphnia-Arten, die ich kenne, und dies allein beweist wohl, dass die abnorme Nahrungszufuhr eines im Ovarium zerfallenden reifen Wintereies nicht die Ursache darauf folgender Parthenogenese ist, wie es denn zugleich wieder von Neuem beweist, dass auch die bessere oder schlechtere Ernährung des ganzen Thiers Nichts mit der Art der Eibildung zu thun hat, denn die Ernährung ist ja inzwischen dieselbe geblieben, jedenfalls nicht besser geworden. Es ist irrig, überall directe äussere Ursachen für den Modus der Eibildung verantwortlich zu machen. Natürlich müssen directe Ursachen da sein, die es bedingen, dass ein Keim zum Winterei, ein anderer zum Sommerei wird, aber sie liegen nicht ausserhalb des Thieres und nicht in der Nahrungszufuhr zu seinem Ovarium, sondern in jenen, für uns heute noch nicht weiter analysirbaren Verhältnissen, welche wir als die specifische Constitution der Art vorläufig bezeichnen müssen. In jungen Männchen von Daphniden sehen die Hoden genau so aus, wie in jungen Weibchen die Ovarien[1]; dennoch werden sie Spermazellen liefern und nicht Eier, dafür bürgt uns die am jungen Thier schon erkennbare männliche Form der ersten Antenne, oder des Klammerfusses. Wer kann aber sagen, welche directe Ursachen die Keimzellen hier veranlassen zu Spermazellen zu werden und nicht zu Eizellen? Liegt es etwa an der Ernährung? Oder liegt es an der Ernährung, wenn stets die dritte Keimzelle einer vierzelligen Keim-

[1]) Dasselbe ist seither für Arten aus verschiednen andern Thiergruppen festgestellt worden.

gruppe weiblicher Daphniden zur Eizelle wird, die andern aber sich zu Gunsten des Eies als Nährzellen auflösen?

Das sind, glaube ich, deutliche Beispiele dafür, dass die direct bewirkenden Ursachen der Richtung, welche die Entwicklung in einem speciellen Fall einschlägt, nicht in den äussern Einflüssen zu suchen sind, sondern in der Constitution der betreffenden Theile.

Ganz ebenso verhält es sich bei der Entscheidung über die Qualität der Eibildung. In der Constitution der einen Moina-Art ist es enthalten, dass ein bestimmtes Thier nur Wintereier producirt oder nur Sommereier, bei der andern Moina-Art kann der Wechsel zur Sommereibildung eintreten, er erfolgt aber nur, wenn das Winterei unbefruchtet bleibt. Das letztere erscheint mir als eine specielle Anpassung dieser und anderer Arten vielleicht an den hier öfters eintretenden Männchenmangel. Jedenfalls leuchtet es ein, dass ein Vortheil darin liegt, wenn bei ausbleibender Befruchtung das befruchtungsbedürftige Ei für den Organismus nicht verloren geht, sondern resorbirt wird. Es ist dies eine Einrichtung, die der nachfolgenden Production von Sommereiern zu Gute kommt, ohne aber doch ihre Ursache zu sein.

Die Dinge liegen in der Natur nicht immer so einfach, das zeigt die kleine Gruppe der Daphniden sehr deutlich. Bei manchen Arten sind die Weibchen, welche Wintereier hervorbringen, reine Sexualweibchen und gehen niemals zur Parthenogenese über, bei andern können sie dies thun, thun es aber nur bei Männchenmangel, bei noch andern aber geschieht es regelmässig. Ich habe in meinen Daphniden-Arbeiten zu zeigen versucht, wie dies mit den verschiednen äussern Bedingungen, unter denen die verschiednen Arten leben, zusammenhängen kann, ganz ebenso,

wie auch der frühere oder spätere Eintritt der Sexualperiode und wie schliesslich der ganze cyklische Wechsel von sexueller und parthenogenetischer Fortpflanzung auf Anpassung an bestimmte äussere Lebensbedingungen beruht.

Sollte ich aber sagen, wie man sich etwa die directen Ursachen vorzustellen und wo man sie zu suchen habe, welche es bewirken, dass das eine Mal parthenogenetische Sommereier, das andere Mal befruchtungsbedürftige Wintereier hervorgebracht werden, so kann ich das von der oben dargelegten Hypothese über die Zusammensetzung des Keimbläschens aus ovogenem Kernplasma und aus Keimplasma ohne Schwierigkeit thun. Ich möchte aber dabei etwas weiter ausgreifen und auch die beiden oben als Beispiele aufgeführten Fälle von den Ei-Nährzellen und den Spermazellen heranziehen.

Die directe Ursache, warum die völlig identisch erscheinenden Zellen des jugendlichen Daphniden-Spermariums und -Ovariums sich einerseits zu Spermazellen, andrerseits zu Eizellen entwickeln, sehe ich darin, dass in dem Kernplasma beider zwar völlig gleiches (etwaige individuelle Verschiedenheiten abgerechnet) Keimplasma enthalten ist, aber verschiednes histogenes Kernplasma; in den männlichen Keimzellen nämlich spermogenes, in den weiblichen ovogenes Plasma. Dies muss sogar so sein, wenn anders unsre Grundanschauung richtig ist, dass die specifische Natur des Zellkörpers von der seines Kerns bestimmt wird.

Ebenso werden die weiblichen Keimzellen des Daphniden-Ovariums, die zuerst nicht im geringsten von einander sich unterscheiden, doch dadurch verschieden sein, dass ihr Kernplasma ein Gemisch verschiedner Plasma-Arten in verschiednem Verhältniss ist. Keimzellen, die feinkörnigen

ziegelrothen Winterdotter (Moina rectirostris) bilden sollen, müssen ein ovogenes Plasma von etwas anderer Molekülarstructur besitzen, als solche, welche nur wenige grosse blaue Fettkugeln (Sommereier derselben Art) abscheiden sollen. Weiter wird auch das Verhältniss zwischen Keimplasma und ovogenem Plasma in beiderlei Keimzellen ein verschiednes sein können und es wäre eine sehr einfache Erklärung der sonst so räthselhaften Rolle, welche die Nährzellen spielen, dürfte man annehmen, dass bei ihnen die Beimischung von Keimplasma ganz fehlt; es wäre damit die Ursache gegeben, warum sie nicht in embryonale Entwicklung eintreten können, sondern bis zu einer gewissen Grösse heranwachsen und dann stille stehen, wenn freilich auch daraus allein es sich noch nicht erklärte, warum sie sich dann nun langsam in der umgebenden Flüssigkeit auflösen. Wenn man aber weiss, dass auch Eizellen sich sofort aufzulösen beginnen, sobald die betreffende Daphnide schlecht ernährt wird, so wird man kaum umhin können, auch die Auflösung der Nährzellen auf ungenügende Ernährung zu beziehen, welche eintritt, sobald die Eizelle bei Erreichung einer bestimmten Grösse eine überlegene Assimilationskraft geltend macht. Es war aber bisher durchaus nicht zu verstehen, warum grade immer die dritte Eizelle einer Keimzellengruppe diese Ueberlegenheit entwickelte und zur Eizelle wurde; besässe sie eine in Bezug auf Ernährung begünstigte Lage, so könnte man vermuthen, dass sie den drei andern Keimzellen in der Entwicklung voraneilte und diese dadurch am Weiterwachsen verhinderte, allein davon lässt sich Nichts mit irgend welcher Wahrscheinlichkeit sehen, wie ich dies auch früher schon hervorhob, obwohl ich mich zuletzt aus Mangel einer besseren Erklärung dennoch zu

dieser Annahme entschloss, wenn auch nur als zu einer „provisorischen Zurechtlegung der Thatsachen“. Es bot sich mir damals noch nicht die Möglichkeit die Ursache der späteren Verschiedenheit jener vier, dem Anschein nach völlig identischen Zellen in ihre eigne Substanz zu verlegen. Jetzt aber steht es uns frei, die Annahme zu machen, dass mit der Theilung einer Urkeimzelle in zwei, und dann in vier Keimzellen eine ungleiche Theilung des Kernplasmas einhergehe, derart, dass nur eine der vier Zellen zugleich Keimplasma mit ovogenem Kernplasma erhalte, die drei andern aber nur das letztere. Auf diese Weise wird es auch verständlich, dass gelegentlich auch einmal die zweite Zelle der Keimgruppe zum Ei wird, was von meinem früheren Erklärungsversuch aus ganz unverständlich blieb. Es scheint mir durchaus kein Einwurf gegen diese Ansicht, dass auch ächte Eizellen, ja das ganze Ovarium mit allen seinen grösseren Keimzellen zerfallen und resorbirt werden kann, wenn das Thier anhaltend hungert, so wenig, als es ein Einwurf gegen die Unsterblichkeit der Einzelligen wäre, dass ein Infusorium verhungern kann. Das Wachsthum wird ja überhaupt nicht allein durch die innere Constitution zum Stillstand gebracht, sondern auch durch absoluten Mangel der Nahrung, aber es wäre doch recht verkehrt, wollte man die Grössendifferenzen der verschiednen Thierarten von dem verschieden gutem Ernährungsgrad derselben herleiten. Wie aber ein Sperling auch bei der allerbesten Ernährung niemals weder die Grösse noch die Gestalt des Adlers erreicht, so wird auch die zum Sommerei bestimmte Keimzelle niemals weder die Grösse noch die Gestalt und Farbe des Wintereies erreichen; es sind innere, constitutionelle Ursachen, welche bei beiden ihren Entwicklungsgang bestimmen, und im

letzteren Falle kann es kaum etwas Anderes sein, als die verschiedne Beschaffenheit ihres Kernplasmas.

Alle diese Erwägungen beruhen auf der Voraussetzung, dass in der Substanz des Keimbläschens zweierlei Idioplasmen vereinigt sind, Keimplasma und ovogenes Plasma. Ich habe dafür bisher noch keinen eigentlichen Beweis vorgebracht, ich glaube aber, dass ein solcher gegeben werden kann.

Es gibt bekanntlich Eier, bei welchen die Richtungskörper erst nach dem Eindringen des Spermatozoons ins Ei ausgestossen werden. Brooks[1]) hat diese Thatsache schon zu einem Beweis gegen die Theorie von Minot und Balfour benutzt, indem er vollkommen richtig schliesst, dass wenn wirklich das Richtungskörperchen die Bedeutung einer männlichen Zelle hätte, sich nicht absehen liesse, warum das Ei sich nicht auch ohne Befruchtung sollte entwickeln können, da es ja dann die ihm nöthige männliche Kernhälfte immer noch besässe. Solche Eier aber — z. B. die der Auster — entwickeln sich niemals unbefruchtet, sondern sterben, wenn sie nicht befruchtet werden.

Gegen dieses Argument liesse sich höchstens mit einer neuen Hypothese Etwas einwenden, deren Aufstellung ich den Vertheidigern dieser Theorie überlassen will. Aber die betreffende Thatsache scheint mir zugleich auch den Beweis zu liefern für die Anwesenheit zweier verschiedner Kernplasmen im Keimbläschen. Wäre nämlich das Kernplasma der Richtungskörper auch Keimplasma, so wäre nicht abzusehen, weshalb diese Eier sich nicht parthenogenetisch entwickeln sollten, das sie ja dann in unbefruch-

---

[1]) Brooks, „The law of heredity“. Baltimore 1883, p. 73.

tetem Zustand mindestens ebenso viel Keimplasma enthielten, als sie nach der Befruchtung enthalten.

Dagegen könnte man höchstens dann Etwas vorbringen, wenn man das Kernplasma der Samenzelle für etwas qualitativ Verschiednes von dem der Eizelle hält. Gegen diese Ansicht habe ich mich oben schon gewandt und möchte jetzt noch einmal darauf zurückkommen. Schon vor einer Reihe von Jahren sprach ich die Ueberzeugung aus, dass „der physiologische Werth von Samenzelle und Eizelle der gleiche sei, sie verhielten sich „wie 1 : 1“ [1]). Valaoritis [2]) hat mir darauf den Einwand gemacht, dass wenn man unter dem physiologischen Werth einer Zelle den Werth ihrer Leistungen verstehe, es nur eines kurzen Hinweises auf diese letzteren bedürfe, um zu zeigen, wie verschiedenwerthig thatsächlich ihre „Leistungsfähigkeit“ sei. „Ist es doch die Eizelle und nur diese, welche .... die phylogenetischen Stadien des Mutterthiers mehr oder weniger vollständig durchlaufend sich zu einem ihm ähnlichen Wesen gestaltet. Und bedarf es auch allerdings in den meisten Fällen der Einwirkung des Spermatozoids, um jene Kräfte auszulösen, so beweisen doch die Fälle von Parthenogenesis, dass das Ei diese Einwirkung vollkommen entbehren kann.“ Dieser Einwand schien vollkommen berechtigt, so lange man in der Befruchtung noch „die Belebung des Keims“ sah, oder wie ich es oben ausdrückte in der Spermazelle den Funken, der die Explosion hervorruft, so lange man ferner die Keimsubstanz noch im Zellkörper erblickte. Jetzt können wir dem Eikörper kaum eine höhere Bedeutung zuschreiben, als die, der ge-

---

[1]) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 33, p. 107, 1873.
[2]) Valaoritis, a. a. O. p. 6.

meinsame Nährboden für die bei der Befruchtung kopulirenden beiden Kerne zu sein. Diese selbst aber — wie Strasburger vollkommen in Uebereinstimmung mit mir sich ausdrückt —: „Spermakern und Eikern sind ihrer Natur nach nicht verschieden.“ Sie können es gar nicht sein, da sie ja beide aus Keimplasma derselben Species bestehen, und ein Gegensatz in ihrer eignen Substanz nicht enthalten sein kann, vielmehr nur ein so geringfügiger Unterschied, wie er den individuellen Verschiedenheiten der fertigen Individuen entspricht. Zwischen ihnen kann deshalb in der That an und für sich keine besondere Anziehung bestehen und wenn wir sehen, dass Sperma- und Eizelle sich anziehen, wie das ja auf pflanzlichem und thierischem Gebiet erwiesen ist, so sind das sekundäre Erwerbungen, die keine andere Bedeutung haben, als die Geschlechtszellen einander zuzuführen, also Einrichtungen, die dem vibrirenden Schwanz des Spermatozoons, oder der Mikropyle des Eies gleich zu stellen sind, aber keine fundamentalen, in der Molekülarstructur des Keimplasmas begründete Eigenschaften. Bei niedern Pflanzen hat Pfeffer den Nachweis erbracht, dass bestimmte chemische Reize vom Ei ausgehen und das Spermatozoon anziehen, und bei den Phanerogamen sind es nach Strasburger die Synergiden-Zellen in der Spitze des Embryosackes, welche eine Substanz aussondern, die die Fähigkeit besitzt, das Wachsthum des Pollenschlauchs gegen den Embryosack hinzuleiten. Für die Thiere hat bis jetzt nur so viel festgestellt werden können, dass Spermatozoen und Eikörper sich gegenseitig anziehen, die ersteren finden das Ei und bohren sich durch seine Häute durch und das Plasma des Eikörpers kommt dem eindringenden Samenfaden entgegen (cones d'exsudation, Fol bei Seesternen), geräth auch wohl dabei in zuckende

Bewegungen, wie dies beim Ei von Petromyzon der Fall ist. Hier muss also eine gegenseitige Reizung und Anziehung stattfinden. Auch zwischen den beiden copulirenden Kernen wird man vielleicht doch eine Anziehung annehmen müssen, da nicht recht abzusehen ist, wie das Cytoplasma allein sie zu einander führen sollte, wie Strasburger will. Es müsste denn sein, dass von dem specifischen Cytoplasma der Spermazelle ein Theil auch dann noch den Kern umhüllt, wenn er in den Eikörper bereits eingedrungen ist. Jedenfalls aber beruht die vermuthete Anziehung zwischen den copulirenden Kernen nicht auf der Molekülarstructur ihres Keimplasmas, sondern auf irgend einem accessorischen Umstand, denn diese ist bei den beiden copulirenden Kernen die gleiche. Wenn es ausführbar wäre, in das Ei irgend einer Art unmittelbar nach Umwandlung des Keimbläschens zum Eikern, den Eikern eines andern Eies künstlich hineinzubringen, so würden die beiden Kerne wahrscheinlich sich ebenso copuliren, wie wenn der befruchtete Spermakern ins Ei eingedrungen wäre, und es würde damit der directe Beweis geliefert sein, dass Ei- und Spermakern in der That gleich sind. Leider wird sich der Versuch wegen technischer Hindernisse schwerlich ausführen lassen; einen theilweisen Ersatz dafür aber leistet die von Berthold festgestellte Thatsache, dass bei gewissen Algen (Ectocarpus und Scytosiphon) nicht nur eine weibliche, sondern auch eine männliche Parthenogenese vorkommt, indem zuweilen auch die männlichen Keimzellen allein sich „zu allerdings sehr schwächlichen Pflänzchen“ entwickeln können [1]). Auch die Conjugation

[1]) Ich citire nach Falkenberg in Schenk's Handbuch der Botanik Bd. II, p. 219, wo es dann weiter heisst: „Es sind dies die einzigen bisher bekannten Beispiele, dass ausgesprochen männliche Sexual-

darf als Beweis für die Richtigkeit dieser Ansicht angesehen werden. Es kann wohl nicht mehr bezweifelt werden, dass sie die geschlechtliche Fortpflanzung der Einzelligen ist. Bei diesen nun, wie ja auch bei zahlreichen Algen, sind fast immer die beiden conjugirenden Zellen auch äusserlich gleich und wir haben keinen Grund anzunehmen, dass sie es nicht auch in ihrer Molekülarstructur soweit seien, als überhaupt ein Individuum derselben Art dem andern gleich sein kann. Nun gibt es aber auch Formen mit entschiedner Differenzirung der sich copulirenden Zellen zu weiblichen und männlichen, und diese Formen sind mit jenen ersten durch Uebergänge verbunden. So copuliren sich z. B. die Zellen der Volvocinen-Gattung Pandorina, ohne dass wir im Stande wären, einen bestimmten Unterschied zwischen ihnen festzustellen, bei Volvox aber werden grosse Eizellen und winzige Zoospermien gebildet. Wenn wir nun annehmen müssen, dass die Conjugation zweier völlig gleichen Infusorien denselben physiologischen Erfolg hat, wie die Vereinigung zweier Geschlechtszellen höherer Thiere oder Pflanzen, so werden wir der Annahme nicht entgehen können, dass das Wesentliche des Vorgangs schon in jenen völlig gleichen Infusorien gegeben war, dass also die Unterschiede, welche bei Pandorina vielleicht schon angedeutet, bei Volvox und bei allen höheren Thieren und Pflanzen scharf ausgesprochen vorhanden sind, nicht das Wesen des Vorgangs betreffen, sondern von secundärer Be-

zellen, welche den Befruchtungsprocess nicht haben ausführen können, sich als fortbildungsfähig erweisen.“ Aeusserlich unterscheiden sich übrigens die beiderlei Keimzellen noch nicht, wohl aber dadurch, dass die weiblichen sich festsetzen und die eine Geissel einziehen, während die männlichen fortgesetzt umherschwärmen. Aber auch dieser Grad der Differenzirung verlangt schon die Annahme einer inneren, molekülaren Verschiedenheit.

deutung sind. Fasst man vollends die ausserordentlich verschiedenartige Ausbildung der beiderlei Geschlechtszellen nach Grösse, Gestalt, Hüllen, Beweglichkeit und schliesslich nach ihrem numerischen Auftreten ins Auge, so bleibt gar kein Zweifel, dass wir es hier lediglich mit Einrichtungen zu thun haben, die das Zusammentreffen der beiderlei Copulationszellen sichern sollen, Anpassungen der Art an die bestimmten Bedingungen, unter welchen bei ihr die Befruchtung sich vollziehen muss.

Nachschrift.

Da es zur Beurtheilung der in dieser Schrift dargelegten Ansichten von Bedeutung ist, zu wissen, ob bei Eiern, welche sich parthenogenetisch entwickeln, ein Richtungskörperchen ausgestossen wird, oder nicht, so möchte ich hier noch kurz mittheilen, dass es mir neuerdings gelungen ist, die Bildung eines Richtungskörperchens von deutlich zelligem Bau bei den Sommereiern von Daphniden nachzuweisen. Genauere Angaben darüber sollen an einem andern Ort nachfolgen.

22. Juni 1885.

Der Verfasser.

G. Pätz'sche Buchdruckerei (Otto Hauthal) in Naumburg a/S.

Überreicht vom Verfasser

5

Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektions-Theorie

von

Dr. August Weismann,
Professor in Freiburg i. Br.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1886.

Die Bedeutung

der

sexuellen Fortpflanzung

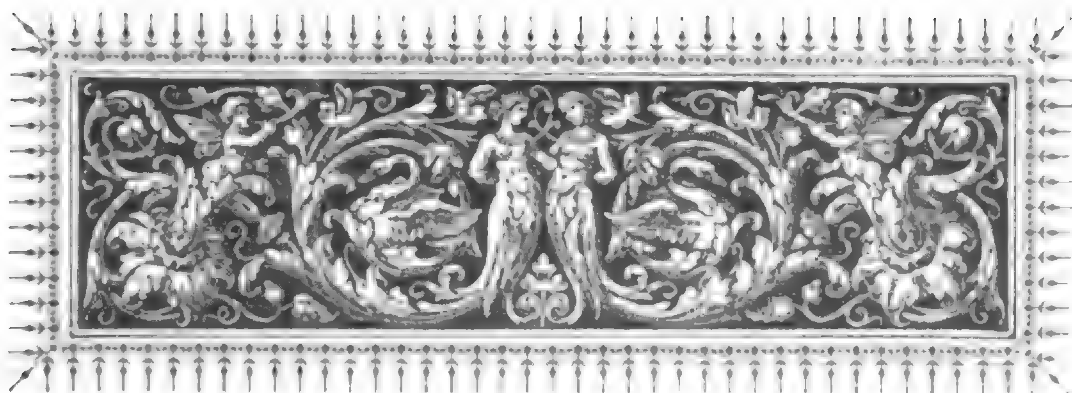
für die

Selektions-Theorie

von

Dr. August Weismann,
Professor in Freiburg i. Br.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer
1886.



Vorwort.

Ein grosser Theil des Inhalts der vorliegenden Schrift wurde in der ersten allgemeinen Sitzung der deutschen Naturforscher-Versammlung zu Strassburg am 18. September 1885 vorgetragen und findet sich in den Verhandlungen der 58. Naturforscher-Versammlung abgedruckt.

Die Form des Vortrags ist auch in der jetzt vorliegenden Ausgabe beibehalten worden, der Inhalt aber hat manche Erweiterung erfahren. Ausser vielen kleineren und einigen grösseren Einschaltungen in den Text, folgen am Schluss der Rede noch sechs „Zusätze", bestimmt, einzelne Punkte eingehender zu begründen und besser auszuführen, als dies in dem Vortrag selbst geschehen konnte, wo öfters blosse Andeutungen genügen mussten. Es schien mir dies um so nothwendiger, als manche der Anschauungen und Vorstellungen, auf denen die Rede fusst, wenn sie auch in früheren Schriften schon von mir dargelegt sind, doch nicht als Allen be-

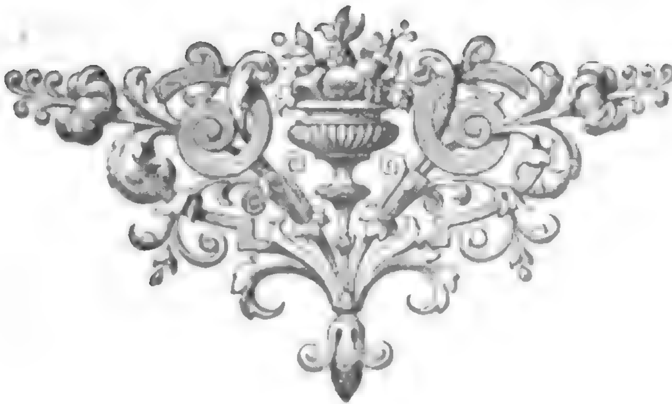
kannt und geläufig betrachtet werden durften. So vor Allem der Begriff der „erworbenen“ Eigenschaften, der, wie es scheint, besonders in medicinischen Kreisen leicht zusammengeworfen wird mit dem viel weiteren Begriff der neu aufgetretenen Eigenschaften überhaupt. Nur solche neu auftretenden Charaktere können als erworbene bezeichnet werden, wellche äusseren Einflüssen den Ursprung verdanken, nicht aber solche, die auf dem geheimnissvollen Zusammenwirken der verschiedenen Vererbungstendenzen beruhen, wie sie im befruchteten Keim zusammentreffen. Diese Letzteren sind nicht erworben, sondern ererbt, wenn auch die Vorfahren sie selbst noch nicht besessen haben, sondern nur gewissermassen die einzelnen Elemente, aus denen sie sich zusammensetzen. Diese Art von neu auftretenden Charakteren gestattet fürs Erste noch keine genauere Analyse, wir müssen uns damit begnügen zu konstatiren, dass sie vorkommen; die erworbenen Eigenschaften aber sind für die Theorie der Vererbung von entscheidender Bedeutung und damit auch zugleich für die Mechanik der Artumwandlung. Wer mit mir der Ansicht ist, dass erworbene Charaktere nicht auf die Nachkommen übertragen werden, der wird sich auch genöthigt sehen, den Selektionsprocessen ein noch weit grösseres Feld bei der Artumwandlung einzuräumen, als bisher, denn der verändernde Einfluss äusserer Einwirkungen kann dann in einer überaus grossen Zahl von Fällen keinen Antheil an der Artumwandlung haben, da er auf das Individuum beschränkt bleibt. Derselbe

wird sich aber auch weiter veranlasst sehen, seine bisherige Vorstellung von der Entstehung der Variabilität der Individuen aufzugeben und nach einer neuen Quelle dieser Erscheinung zu suchen, ohne welche auch Selektionsprocesse nicht vor sich gehen können.

Diese Quelle nachzuweisen habe ich hier versucht.

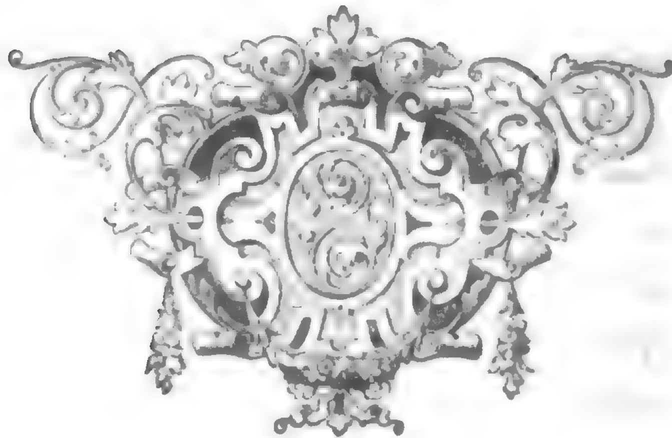
Freiburg i. Br., 22. November 1885.

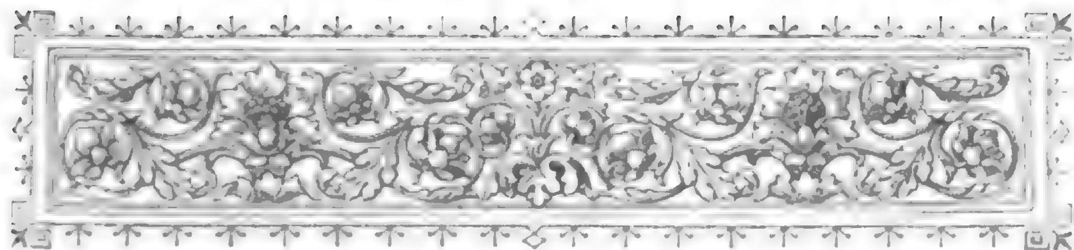
Der Verfasser.



Inhalts-Uebersicht.

Zusätze.





In dem Vierteljahrhundert, welches verflossen ist, seitdem die Biologie sich allgemeinen Problemen wieder zugewandt hat, ist durch die vereinte Arbeit zahlreicher Forscher wenigstens doch der eine Hauptpunkt zur Klarheit gebracht worden, dass die einzige, wissenschaftlich mögliche Hypothese über die Entstehung der organischen Welt die Descendenz-Hypothese ist, die Vorstellung einer Entwicklung der Organismenwelt. Nicht nur gewinnen zahlreiche Thatachen erst in ihrem Licht Sinn und Bedeutung, nicht nur fügt sich unter ihrem Einfluss Alles, was bis jetzt an Thatsachen vorliegt, zu einem harmonischen Gesammtbild zusammen, sondern auf einzelnen Gebieten hat sie sogar jetzt schon das Höchste geleistet, was von einer Theorie überhaupt erwartet werden kann, sie hat es möglich gemacht, Thatsachen vorauszusagen, nicht mit der absoluten Sicherheit der Rechnung, aber doch immerhin mit einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit. Man hat es vorausgesehen, dass der Mensch, der im erwachsenen Zustand bekanntlich nur 12 Rippen besitzt, im embryonalen deren 13—14 haben würde, man hat es vorausgesehen, dass

er in derselben frühesten Periode seiner Existenz den unscheinbaren Rest eines kleinen Knöchelchens in seiner Handwurzel haben würde, das sog. Os centrale, das seine weit in grauer Vorzeit zurückliegenden Ahnen in erwachsenem Zustande besessen haben müssen. Beide Voraussagen trafen ein, ähnlich wie seiner Zeit der Planet Neptun entdeckt wurde, nachdem man seine Existenz aus den Störungen in der Bahn des Saturn vorausgesagt hatte.

Dass die heutigen Arten von anderen, jetzt meist ausgestorbenen abstammen, das sie nicht selbstständig entstanden sind, sondern sich aus andern entwickelt haben, und dass im Allgemeinen diese Entwickelung in der Richtung vom Einfacheren zum Verwickelteren stattgefunden hat, das dürfen wir mit derselben Bestimmtheit behaupten, mit welcher die Astronomie behauptet, die Erde bewege sich um die Sonne, denn für die Gültigkeit eines Schlusses ist es gleichgültig, ob er durch Rechnung, oder sonstwie gefunden wird.

Wenn ich diesen Satz so bestimmt hinstelle, so thue ich es nicht, weil ich etwa glaube, Ihnen damit etwas Neues zu sagen, auch nicht, weil ich glaube, eine etwa noch vorhandene Opposition bekämpfen zu müssen, sondern vielmehr deshalb, weil ich zuerst den sicheren Boden bezeichnen möchte, auf dem wir stehen, ehe ich dazu übergehe, das viele noch Unsichere ins Auge zu fassen, welches sich zeigt, sobald man von dem „dass“ zu dem „wie“ weiter fortgeht, sobald man von dem Satz: „die Organismenwelt ist durch Entwicklung entstanden, zu der Frage kommt: „wie aber ist dies geschehen, durch

welche Kräfte, durch welche Mittel, unter welchen Umständen?

Hier ist noch nichts weniger, als Sicherheit, hier stehen sich noch widerstreitende Meinungen entgegen, aber hier ist auch das Gebiet für die weitere Forschung, das unbekannte Land, in welches einzudringen ist.

Ganz unbekannt freilich ist es nicht, und wenn ich nicht irre, so hat der moderne Wiedererwecker der so lange in tiefem Schlaf begrabenen Descendenzhypothese, Ch. Darwin, bereits eine Skizze dieses Gebietes geliefert, die als Grundlage für die spätere vollständige Karte sehr wohl dienen kann, wenn auch vielleicht noch gar Manches hinzuzufügen, auch Manches wieder wegzunehmen sein wird. Ich meine: Darwin hat in dem Selektionsprinzip den Weg gezeigt, auf welchem wir in das unbekannte Land eindringen können.

Nicht Alle aber unter uns sind dieser Ansicht, und erst kürzlich hat Karl Nägeli[1]), der hochverdiente Botaniker, seine Zweifel an der Tragweite des Selektionsprinzips energisch zum Ausdruck gebracht. Ihm scheint das Zusammenwirken der äusseren Lebensbedingungen mit den bekannten Kräften der Organismen: Vererbung und Variabilität nicht zu genügen, um den „gesetzmässigen“ Gang in der Entwicklung der Organismenwelt zu erklären, ihm ist das Selektionsprinzip höchstens ein Hülfsprinzip, das Vorhandenes annimmt oder verwirft, das aber nicht im Stande ist, selbst Neues zu schaffen. Er sucht die Ursache der Umwandlungen im

1) C. Nägeli, „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre“. München u. Leipzig 1884.

Inneren der Organismen allein, indem er in sie eine Kraft verlegt, die es mit sich bringt, dass periodische Umwandlungen der Arten eintreten. Er denkt sich die Organismenwelt als Ganzes in ähnlicher Weise entstanden, wie das einzelne Individuum.

Wie aus einem Samenkorn eine bestimmte Pflanze hervorwächst, in Folge der Beschaffenheit dieses Samenkorns, und wie dabei zwar gewisse äussere Bedingungen erfüllt sein müssen — Licht, Wärme, Feuchtigkeit u. s. w. —, damit die Entwicklung eintrete, ohne aber für die Art und Weise derselben bestimmend zu sein, so soll auch aus den ersten und niedersten Anfängen des Lebens auf unserer Erde allmählich der ganze Baum der Organismenwelt mit innerer Nothwendigkeit hervorgewachsen sein, unabhängig im Grossen und Ganzen seiner Gestaltung von den äusseren Einflüssen. In der lebenden Substanz selbst, in ihrer Molekularstruktur soll die Ursache liegen, dass sie sich von Zeit zu Zeit, d. h. im Laufe ihres säkularen Wachsthums, verändert und sich zu neuen Arten umprägt.

Nicht ohne aufrichtige Bewunderung und wahren Genuss kann man die Darlegungen lesen, in denen Nägeli gewissermassen das Facit seines arbeit- und erfolgreichen Lebens in Bezug auf die grosse Frage der Entwicklung der organischen Welt zieht. Aber so viel Freude man auch an dem, wie ein Kunstwerk, phantasievoll entworfenen und scharfsinnig ausgeführten theoretischen Gebäude empfindet, soviel Anregung man daraus schöpft, und so überzeugt man ist, dass es Fortschritt in sich birgt und die Schwelle bildet, über die wir zu mancher

tieferen Erkenntniss gelangen werden — in der Grundanschauung ist man doch ausser Stande, beizustimmen, und ich glaube, es wird nicht nur mir allein so gehen, sondern — auf zoologischem Gebiete wenigstens — wird es Wenige geben, die sich Nägeli in seiner Grundanschauung anschliessen können.

Es ist nicht meine Absicht, heute meine abweichende Meinung im Speziellen zu begründen, aber der eigentliche Gegenstand dieser Abhandlung nöthigt mich, wenigstens kurz meine Stellung Nägeli gegenüber zu bezeichnen und zu motiviren, warum mir auch heute noch eine innere treibende, d. h. aktive Umwandlungskraft oder -Ursache nicht annehmbar scheint und warum ich an der Selektionstheorie festhalten muss.

Die Theorie einer solchen phyletischen Umwandlungskraft (1) hat meiner Ansicht nach den grössten Mangel, den eine Theorie überhaupt haben kann: sie erklärt die Erscheinungen nicht! und nicht etwa in dem Sinn, dass sie zur Zeit noch nicht im Stande wäre, diese oder jene mehr untergeordnete Erscheinung verständlich zu machen — nein! sie lässt gerade die überwältigende Masse der Thatsachen völlig unerklärt; sie hat keine Erklärung für die Zweckmässigkeit der Organismen! Und diese ist doch gerade das Hauptsräthsel, welches uns die organische Welt zu lösen aufgibt! Dass die Arten sich von Zeit zu Zeit in neue umwandeln, das liesse sich ja allenfalls auch durch eine innere Umwandlungskraft verstehen; dass sie sich aber gerade in der Weise umwandeln, wie es für die neuen Bedingungen, unter denen sie zu existiren

haben, zweckmässig ist, das bleibt dabei völlig unverständlich. Oder sollen wir Nägeli's Behauptung, der Organismus besitze die Fähigkeit, sich auf irgend einen äusseren Reiz zweckentsprechend umzugestalten, für eine Erklärung gelten lassen? (2).

Diesem fundamentalen Mangel gegenüber kommt es kaum noch in Betracht, dass doch auch irgend ein Beweis für die Grundlage der Theorie, für die Existenz einer inneren Umwandlungsursache vollständig fehlt.

In genialer Weise hat Nägeli seinen bedeutungsvollen Begriff des Idioplasmas konstruirt. Derselbe ist sicherlich eine wichtige Errungenschaft und wird Dauer haben, wenn auch nicht in der speziellen Ausführung, welche ihm sein Erfinder gegeben hat. Ist aber eben diese spezielle Ausführung, ist die scharfsinnig ausgedachte Darstellung, welche von der feinsten Molekularstruktur dieses hypothetischen Lebensträgers gegeben wird, etwas mehr, als reine Hypothese? Könnte dieses Idioplasma nicht auch in Wirklichkeit ganz anders gebaut sein, als Nägeli meint, und können Schlüsse, die aus dieser vermeintlichen Struktur gezogen werden, irgend etwas beweisen? Wenn wirklich aus der Struktur dieses Idioplasmas mit Nothwendigkeit hervorginge, dass es sich im Laufe der Zeiten verändern muss, so thut es dies doch nur deshalb, weil Nägeli es von vornherein darauf eingerichtet hat! Niemand wird zweifeln, dass sich auch eine Idioplasma-Struktur ausdenken liesse, bei der eine Abänderung von innen heraus ganz unmöglich wäre.

Mag es aber auch theoretisch möglich sein, eine

solche Substanz auszudenken, deren physische Natur es mit sich bringt, dass sie sich durch blosses Wachsthum in bestimmter Weise verändert, in jedem Fall wären wir zu ihrer Annahme und damit zur Annahme eines neuen, völlig unbekannten Prinzips nur dann berechtigt, wenn erwiesen wäre, dass wir mit den bekannten Kräften zur Erklärung der Erscheinungen nicht ausreichen.

Dass aber dieser Beweis erbracht wäre, wer möchte das behaupten? Wohl wird stets wieder von Neuem auf die Regelmässigkeit und Gesetzmässigkeit hingewiesen, welche besonders in der phyletischen Entwicklung des Pflanzenreichs hervortrete, auf das Ueberwiegen und die grosse Beharrlichkeit der sog. rein morphologischen Charaktere bei den Pflanzen. Aber wenn nun auch aus der natürlichen Gruppenbildung des Pflanzen- und nicht minder des Thierreichs unzweifelhaft hervorgeht, dass die Organismenwelt in ihrer Entfaltung sehr häufig längere oder kürzere Zeiträume hindurch bestimmte Entwicklungsrichtungen einhält, zwingt denn das schon zur Annahme unbekannter innerer Kräfte, die diese Richtung bestimmen?

Ich habe schon vor vielen Jahren zu zeigen versucht[1]) — und zwar damals gegen Darwin — dass die Konstitution eines Organismus, die physische Natur einer jeden Art einen beschränkenden Einfluss auf seine Veränderungsfähigkeit ausüben muss. Es kann nicht eine bestimmte Art sich in jede denkbare neue Art um-

---

1) „Ueber die Berechtigung der Darwin'schen Theorie" Leipzig 1868, p. 27.

wandeln, ein Käfer kann nicht zu einem neuen Wirbelthier werden, nicht einmal zu einer Heuschrecke, oder einem Schmetterling, sondern zunächst nur zu einer neuen Käferart und zwar nur zu einer Käferart derselben Familie und derselben Gattung. Das Neue kann nur an das schon Gegebene anknüpfen, und allein darin liegt schon die Nothwendigkeit, dass bestimmte Richtungen der phyletischen Entwicklung eingehalten werden.

Ich begreife vollkommen, dass es dem Botaniker näher liegt, als dem Zoologen, zu innern Entwicklungskräften seine Zuflucht zu nehmen; die Beziehungen der Form zur Funktion, die Anpassung des Organismus an die innern und äussern Lebensbedingungen treten bei den Pflanzen weniger hervor, fallen weniger in's Auge, ja sind oft nur mit grossem Aufwand von Beobachtung und Scharfsinn überhaupt aufzudecken. Die Versuchung liegt deshalb näher, Alles von innern beherrschenden Ursachen abhängig zu denken. Nägeli fasst dies nun freilich gerade umgekehrt auf, er meint, bei den Pflanzen trete gerade die eigentliche, tiefere Ursache der Umwandlungen zu Tage, die bei den Thieren durch die Anpassungen mehr verschleiert werde[1]). Aber ist es wirklich ein ausreichender Grund zu dieser Auffassung, dass man viele Charaktere der Pflanzen noch nicht als Anpassungen zu erkennen vermag? Wie sehr ist doch die Zahl der vermeintlichen „morphologischen" Merkmale der Pflanzen in diesen letzten zwei Jahrzehnten zusammengeschmolzen! In wie ganz anderm Licht er-

1) A. a. O. Vorwort, p. VI.

scheinen heute die oft so sonderbaren und scheinbar so willkürlichen Formen und Farben der Blumen, seitdem die alte Entdeckung Sprengel's durch Darwin's Untersuchungen zur Geltung gebracht und durch Hermann Müller in bewunderungswürdiger Weise weitergeführt wurde! Und nun hat sich auch der früher für ganz bedeutungslos gehaltene Aderverlauf der Blätter unter der scharfsichtigen Analyse von Julius Sachs als biologisch höchst bedeutungsvoll herausgestellt (3). Und wir stehen doch noch nicht am Ende der Forschung, und es lässt sich nicht absehen, warum wir nicht dereinst auch noch dahin kommen sollten, die heute noch unverständlichen Charaktere als durch ihre Funktion bedingt verstehen zu lernen!

Jedenfalls kann der Thier-Biologe gar nicht genug betonen, wie genau und wie bis in's Kleinste hinein Form und Funktion zusammenhängen, wie vollkommen beherrschend die Anpassung an bestimmte Lebensbedingungen sich im thierischen Körper geltend macht. Da ist nichts Gleichgültiges, Nichts, was auch anders sein könnte; jedes Organ, ja jede Zelle und jeder Zelltheil ist gewissermassen abgestimmt auf die Rolle, welche er der Aussenwelt gegenüber zu übernehmen hat.

Gewiss sind wir nicht im Stande, bei irgend einer Art alle diese Anpassungen nachzuweisen, aber wo immer es uns auch gelingt, die Bedeutung eines Strukturverhältnisses zu ergründen, entpuppt es sich immer wieder als eine Anpassung, und wer je es versucht hat, den Bau irgend einer Art eingehend zu studiren und sich Rechenschaft zu geben von der Beziehung seiner Theile

zur Funktion des Ganzen, der wird sehr geneigt sein, mit mir zu sagen: es beruht Alles auf Anpassung, es gibt keinen Theil des Körpers, und sei es der kleinste und unbedeutendste, überhaupt kein Strukturverhältniss, das nicht entstanden wäre unter dem Einfluss der Lebensbedingungen, sei es bei der betreffenden Art selbst, sei es bei ihren Vorfahren; keines, das nicht diesen Lebensbedingungen entspräche, wie das Flussbett dem in ihm strömenden Fluss.

Das sind Ueberzeugungen — ich gebe es zu — keine absoluten Beweise, denn bis jetzt sind wir eben nicht im Stande, irgend eine Art so zu durchschauen, dass wir Wesen und Bedeutung aller ihrer Theile in allen ihren Beziehungen nachweisen könnten, und sind noch viel weniger im Stande, in jedem einzelnen Fall in die Geschichte der Vorfahren hinabzusteigen und die Entstehung solcher Bauverhältnisse zu eruiren, deren Vorhandensein bei den Nachkommen in erster Linie auf Vererbung beruht. Aber es liegt doch bereits ein recht beachtenswerther Anfang eines Induktionsbeweises vor, denn die Zahl der nachweisbaren Anpassungen ist jetzt schon eine überaus grosse und sie mehrt sich mit jedem Tage. Wenn nun aber der Organismus überhaupt nur aus Anpassungen auf Grundlage der Konstitution der Vorfahren besteht, dann ist nicht abzusehen, was noch zu thun übrig bliebe für eine phyletische Kraft, mag man sie sich auch in der verfeinerten Form des Nägeli'schen selbstveränderlichen Idioplasma's vorstellen.

Vielleicht ist es nicht nutzlos, meine Ansicht an einem bestimmten Beispiel anschaulich zu machen. Ich

wähle eine bekannte Thiergruppe: die Wale oder Walfische. Es sind Säugethiere und zwar placentale Säuger, welche aller Wahrscheinlichkeit nach zur Sekundärzeit durch Anpassung an das Wasserleben aus Landsäugethieren hervorgingen.

Alles nun, was für sie charakteristisch ist, was sie von den übrigen Säugethieren scheidet, beruht auf Anpassung, auf Anpassung an das Wasserleben. Ihre Arme sind zu steifen, nur noch im Schultergelenk beweglichen Flossen umgewandelt, auf ihrem Rücken, an ihrem Schwanz breitet sich ein Hautkamm aus, ähnlich der Rücken- und Schwanzflosse der Fische; ihr Gehör ist ohne Ohrmuschel und ohne lufthaltigen äussern Gehörgang; die Schallwellen kommen nicht durch den äussern Gehörgang zum mittleren und von diesem zum eigentlich percipirenden innern Ohr, sondern sie gehen direkt durch die besonders dazu eingerichteten lufthaltigen Kopfknochen zur Paukenhöhle und von hier durch das runde Fenster zum Labyrinthwasser der Schnecke, eine Einrichtung die man dem Luftgehör der übrigen Säugethiere gegenüber als Wassergehör bezeichnen könnte. Auch die Nase zeigt Besonderheiten; sie öffnet sich nicht vorn an der Schnauze, sondern oben an der Stirn, so dass das luftbedürftige Thier auch im sturmbewegten Meer athmen kann, sobald es an die Oberfläche emportaucht. Der ganze Körper hat sich in die Länge gestreckt, ist spindelförmig, fischähnlich geworden, geschickt zum raschen Durchschneiden des flüssigen Elements. Bei keinem andern Säugethier, die ebenfalls fischähnlichen Sirenen ausgenommen, fehlen die hintern Ex-

tremitäten, die Beine; bei den Walen aber sind sie wie bei den Sirenen durch den mächtig entwickelten Ruderschwanz überflüssig geworden, sind rudimentär geworden und stecken jetzt tief im Fleisch des Thieres verborgen, als eine Reihe kleiner Knochen und Muskeln, die noch den ursprünglichen Bau des Beines bei einzelnen Arten erkennen lassen. Aus demselben Grund, weil es überflüssig war, ist das den Säugethieren zukommende Haarkleid geschwunden; die Wale brauchen es nicht mehr, weil eine dicke Specklage unter der Haut ihnen einen noch besseren Wärmeschutz verleiht. Diese aber wiederum war nothwendig, um ihr specifisches Gewicht herabzusetzen und dem des Seewassers gleich zu machen. Sehen wir uns den Bau des Schädels an, so zeigt auch dieser eine ganze Reihe von Eigenthümlichkeiten, die alle direkt oder indirekt mit der Lebensweise zusammenhängen. Bei den Bartenwalen fällt besonders die ungeheure Grösse des Gesichtstheils des Schädels auf, die ganz enormen Kiefer, welche einen ungeheuren Rachen umschliessen. Ist vielleicht diese so sehr charakteristische Bildung ein Ausfluss jener innern Bildungskraft, jener innern selbstständigen Umwandlungen des Idioplasma's? Keineswegs! Denn es lässt sich leicht zeigen, dass sie auf Anpassung an ganz eigenthümliche Ernährungsweise beruht. — Zähne fehlen, sie sind nur noch als Zahnkeime beim Embryo vorhanden, eine Reminiscenz an die bezahnten Ahnen; von der Decke der Mundhöhle aber hängen grosse Platten von Fischbein senkrecht herab, an den Enden in Fransen zerschlissen. Diese Wale leben von kleinen, etwa zoll-

langen Weichthieren, welche in zahllosen Schaaren im Meer umherschwimmen oder -treiben. Um nun von so winzigen Bissen leben zu können, ist es unerlässlich, dass die Thiere sie in kolossaler Menge bekommen können, und dies wird erreicht durch den ungeheuren Rachen, der grosse Wassermassen auf einmal aufnehmen und durch die Barten durchseihen kann; das Wasser läuft ab, die kleinen Weichthiere aber bleiben im Rachen zurück. Soll ich nun noch hinzufügen, dass auch die inneren Organe, soweit wir ihre Funktion im Genaueren verstehen, und insofern sie abweichen vom Bau der andern Säuger, direkt oder indirekt durch die Anpassung an das Wasserleben verändert sind? Dass sehr eigenthümliche Einrichtungen an der inneren Nase und dem Kehlkopf vorhanden sind, die gleichzeitiges Athmen und Schlucken ermöglichen, dass die Lungen von ungewöhnlicher Länge sind, und dadurch dem Wal die horizontale Lage im Wasser geben, ohne dass Muskelanstrengung stattzufinden braucht; dass das Zwerchfell in Folge dieser Länge der Lungen beinahe horizontal liegt, dass gewisse Einrichtungen an den Blutgefässen getroffen sind, die dem Thier das lange Tauchen gestatten, u. s. w.?

Und nun wiederhole ich meine vorhin gestellte Frage in Bezug auf diesen speziellen Fall: Wenn Alles, was an den Thieren Charakteristisches ist, auf Anpassung beruht, was bleibt dann noch übrig für die Thätigkeit einer inneren Entwicklungskraft? Oder was bleibt noch vom Walfisch übrig, wenn man die Anpassungen hinwegnimmt? Nichts

als das allgemeine Schema eines Säugethiers; dieses aber war schon vor der Entstehung der Wale in ihren Vorfahren gegeben, die bereits Säugethiere gewesen sein müssen. Wenn aber das, was die Wale zu Walen macht, durch Anpassung entstanden ist, dann hat also die innere Entwicklungskraft keinen Antheil an der Entstehung dieser Gruppe von Thieren.

Und doch soll diese Kraft der Hauptfaktor der Transmutationen sein, und Nägeli sagt ganz ausdrücklich, dass das Thier- und Pflanzenreich ungefähr so, wie es thatsächlich ist, auch dann geworden sein würde, wenn es auf der Erde gar keine Anpassung an neue Verhältnisse und keine Concurrenz im Kampf ums Dasein gäbe. (A. a. O. p. 117 u. p. 286).

Aber gesetzt auch, es sei nicht bloss ein Verzicht auf eine Erklärung, sondern eine Erklärung selbst, wenn man sagt, ein Organismus, dessen charakteristische Eigenthümlichkeiten alle auf Anpassung beruhen, sei durch innere Entwicklungskraft ins Dasein gerufen worden, so bliebe doch immer noch unbegreiflich, wie es kommt, dass dieser für ganz bestimmte Lebensbedingungen berechnete und unter anderen Bedingungen gar nicht existenzfähige Organismus gerade an der Stelle der Erde auftrat und zu der Zeit der Erdentwicklung, welche die geeigneten Existenzbedingungen darbot. Wie ich schon früher einmal sagte: Die Anhänger einer innern Entwicklungskraft sind genöthigt, eine Hülfshypothese zu erfinden, eine Art von prästabilirter Harmonie, welche es mit sich bringt, dass die Veränderungen der Organismenwelt Schritt für Schritt parallel gehen den

Veränderungen der Erdrinde und der Lebensbedingungen, sowie nach Leibnitz Körper und Geist, obgleich unabhängig von einander, doch vollkommen parallel gehen, wie zwei gleichgehende Chronometer. Und selbst mit einer solchen Annahme käme man nicht aus, weil eben nicht blos die Zeit, sondern auch der Ort in Betracht kommt, und weil es einem Walfisch nichts nützt, wenn er auf dem Trocknen entsteht. Und wie unzählige Fälle kennen wir nicht, in denen eine Art ausschliesslich einem ganz bestimmten Fleckchen der Erde genau angepasst ist und nirgends anders gedeihen könnte! Denken sie nur an die Fälle von Nachäffung, in welchen ein Insekt das andere kopirt und dadurch Schutz erhält, oder an die schützende Nachahmung einer bestimmten Baumrinde, eines bestimmten Blattes, oder an die oft so wunderbaren Anpassungen an ganz bestimmte Theile eines ganz bestimmten Wirthes bei den parasitisch lebenden Thieren!

Solche Arten können sich an keiner anderen Stelle gebildet haben, als an der, an welcher sie allein leben können; sie können nicht entstanden sein durch eine innere Umwandlungskraft! Wenn aber einzelne Arten und zwar ganze Ordnungen, wie die der Wale unabhängig von ihr entstanden sein müssen, dann dürfen wir kühn behaupten: eine solche Kraft existirt überhaupt nicht, wir haben weder einen Grund, noch ein Recht zu ihrer Annahme.

So wird es denn gerechtfertigt erscheinen, wenn wir den Versuch Darwin's fortführen, auf die Annahme unbekannter Kräfte verzichtend, die Umwandlungen der Organismen aus den bekannten Kräften und Er-

scheinungen abzuleiten. Ich sage: fortführen, weil ich nicht glaube, dass unsere Erkenntniss mit Darwin nach dieser Richtung hin abgeschlossen ist, ja weil es mir scheint, dass wir inzwischen zu Vorstellungen gekommen sind, die unverträglich sind mit wichtigen Punkten seiner Auffassung, die somit eine Aenderung derselben nöthig machen.

Die Selektionstheorie lässt neue Arten daraus hervorgehen, dass von Zeit zu Zeit veränderte Lebensbedingungen eintreten, welche neue Ansprüche an den Organismus stellen, falls er ihnen auf die Dauer Stand halten soll, und dass in Folge dessen Selektionsprozesse einsetzen, welche bewirken, dass unter den vorhandenen Variationen allein diejenigen erhalten bleiben, welche den veränderten Lebensbedingungen am meisten entsprechen. Durch stete Auswahl in der gleichen Richtung häufen sich die anfangs noch unbedeutenden Abweichungen und steigern sich zu Art-Unterschieden.

Dabei möchte ich schärfer, als es Darwin gethan hat, betonen, dass die Veränderungen der Lebensbedingungen sowohl als die des Organismus in kleinsten Schritten erfolgen müssen, langsam, und zwar so, dass in keinem Augenblick des ganzen Umwandlungsvorgangs die Art den Lebensbedingungen nicht genügend angepasst bliebe. Die plötzliche, sprungweise Umwandlung ist nicht denkbar, weil sie die Art existenzunfähig machen müsste. Wenn die gesammte Organisation eines Thieres auf Anpassung beruht, wenn der Thierkörper gewissermassen eine ungemein komplizirte Kombination von alten und

neuen Anpassungen ist, dann würde es doch ein höchst wunderbarer Zufall sein, wenn bei einer plötzlichen Abänderung zahlreicher Körpertheile diese alle gerade so abänderten, dass sie zusammen wieder ein Ganzes bildeten, welches mit den veränderten äusseren Bedingungen genau stimmt. Diejenigen, welche eine sprungweise Umwandlung annehmen, übersehen dabei, wie genau Alles an einem thierischen Organismus auf die Existenzfähigkeit der Art berechnet ist, wie es gerade dazu ausreicht, nicht aber darüber hinaus, und wie die kleinste Veränderung des unscheinbarsten Organs genügen kann, um Existenzunfähigkeit der Art herbeizuführen.

Man wird mir vielleicht einwerfen, dass dies bei Pflanzen anders sei, wie die verschiedenen amerikanischen Unkräuter bewiesen, die in Europa sich ausgebreitet haben, oder die europäischen Pflanzen, die in Australien heimisch geworden sind. Man könnte auch Bezug nehmen auf jene Pflanzen, welche zur Eiszeit die Ebene bewohnten, später aber theils auf die Alpen, theils in den hohen Norden gewandert sind und die trotz des langen Aufenthalts unter so — wie es scheint — ganz verschiedenen Existenzbedingungen sich dennoch gleichgeblieben sind. Aehnliche Beispiele gibt es auch auf thierischem Gebiet. Das Kaninchen, welches vor 400 Jahren ein Matrose auf der afrikanischen Insel Porto-Santo aussetzte, hat sich dort in zahlreichen Nachkommen festgesetzt; die europäischen Frösche, welche man nach Madeira brachte, haben sich dort bis zu einer förmlichen Landplage vermehrt, und der

europäische Sperling gedeiht heute in Australien so gut wie bei uns. Aber beweist dies, dass es auf die Anpassung an die Lebensbedingungen nicht so genau ankommt? dass ein Organismus, der für ein bestimmtes Wohngebiet angepasst ist, auch unter andern Existenzbedingungen existenzfähig bleibt? Es beweist meines Erachtens nichts Anderes, als dass die betreffenden Arten in jenen fremden Ländern dieselben Lebensbedingungen vorfanden, wie zu Hause, oder doch solche, denen sich ihr Organismus unterwerfen konnte, ohne sich zu ändern. Nicht jede Verschiedenheit eines Wohngebietes setzt auch schon für jede Pflanze oder Thierart veränderte Bedingungen. Das Kaninchen von Porto-Santo nährt sich gewiss von andern Kräutern als seine wilden Verwandten in Deutschland, aber das bedeutet für die Art keine Veränderung der Lebensbedingungen, denn beide bekommen ihm gleich gut.

Nehmen Sie aber dem wilden Kaninchen, wie es in Europa noch vorkommt, nur ein Minimum von seiner Scheuheit oder seiner Scharfsichtigkeit oder seinem feinen Gehör oder Geruch, oder geben Sie ihm eine andere als seine natürliche Körperfärbung, so wird es als Art nicht mehr existenzfähig sein und wird durch seine Feinde ausgerottet werden. Sehr wahrscheinlich würde dieselbe Folge eintreten, wenn Sie im Stande wären, irgend eine Veränderung an inneren Organen, der Lunge, der Leber, den Kreislaufsorganen eintreten zu lassen; das einzelne Thier würde dadurch vielleicht nicht lebensunfähig werden, aber die Art würde nach irgend einer Seite hin von dem Maximum ihrer Leistungsfähigkeit herabsinken

und dadurch als Art existenzunfähig werden. Die sprungweise Umwandlung der Arten erscheint mir — auf zoologischem Gebiet mindestens — als physiologisch undenkbar.

So würde denn also die Umwandlung der Arten nur in kleinsten Schritten erfolgt sein und würde beruhen auf der Summation jener Unterschiede, welche ein Individuum vom andern kennzeichnen, der individuellen Unterschiede. Es leidet keinen Zweifel, dass solche überall vorhanden sind, und es erscheint sonach auf den ersten Blick ganz selbstverständlich, dass sie auch alle das Material darstellen können, mittelst dessen Selektion neue Formen hervorbringt. Die Sache ist indessen nicht so einfach, als sie bis vor Kurzem noch erschien, wenn wenigstens richtig ist, was ich selbst für richtig halte, dass bei allen durch ächte Keime sich fortpflanzenden Thieren und Pflanzen nur solche Charaktere auf die folgende Generation übertragen werden können, welche der Anlage nach schon im Keim enthalten waren.

Ich stelle mir vor, dass die Vererbung darauf beruht, dass von der wirksamen Substanz des Keimes, dem Keimplasma, stets ein Minimum unverändert bleibt, wenn sich der Keim zum Organismus entwickelt, und dass dieser Rest des Keimplasma's dazu dient, die Grundlage der Keimzellen des neuen Organismus zu bilden [1]). Es besteht demnach also Continuität des

1) Vergl. Weismann „Ueber die Vererbung". Jena 1883 und „Die Continuität des Keimplasma's als Grundlage einer Theorie der Vererbung", Jena 1885.

Keimplasma's von einer zur anderen Generation. Man kann sich das Keimplasma vorstellen als eine lang dahinkriechende Wurzel, von welcher sich von Strecke zu Strecke einzelne Pflänzchen erheben: die Individuen der aufeinanderfolgenden Generationen.

Daraus folgt nun: die Nichtvererbbarkeit erworbener Charaktere, denn wenn das Keimplasma nicht in jedem Individuum wieder neu erzeugt wird, sondern sich von dem vorhergehenden ableitet, so hängt seine Beschaffenheit, also vor allem seine Molekularstruktur nicht von dem Individuum ab, in dem es zufällig gerade liegt, sondern dies ist gewissermassen nur der Nährboden, auf dessen Kosten es wächst; seine Struktur aber ist von vorneherein gegeben.

Nun hängen aber die Vererbungstendenzen, deren Träger das Keimplasma ist, eben an dieser Molekularstruktur, und es können somit nur solche Charaktere von einer auf die andere Generation übertragen werden, welche anererbt sind, d. h. welche virtuell von vornherein in der Struktur des Keimplasma's gegeben waren, nicht aber Charaktere, die erst im Laufe des Lebens in Folge besonderer äusserer Einwirkungen erworben wurden.

Man hat bisher bekanntlich das Gegentheil angenommen; es galt als selbstverständlich, dass auch erworbene Eigenschaften sich vererben könnten, und man suchte sich durch verschiedene, immer sehr komplicirte und künstliche Theorien plausibel zu machen, wie es möglich sei, dass Abänderungen, die im Laufe des Lebens durch äussere Einwirkungen entstehen, sich dem Keim

mittheilen und so übertragbar werden. Bis jetzt liegt noch keine Thatsache vor, welche wirklich bewiese, dass erworbene Eigenschaften vererbt werden können — Vererbung künstlich erzeugter Krankheiten ist nicht beweisend — und so lange dies nicht der Fall ist, haben wir kein Recht, diese Annahme zu machen, es sei denn, dass wir dazu gezwungen würden durch die Umöglichkeit, die Artumwandlung ohne diese Annahme zu beweisen (4).

Offenbar war es auch das dunkle Gefühl, dass die Sache so liege, welches es bisher verhindert hat, an das Axiom der Vererbbarkeit erworbener Charaktere zu rühren; man glaubte dasselbe nicht entbehren zu können zur Erklärung der Artumwandlung; nicht nur Solche, die der direkten Einwirkung äusserer Einflüsse Viel einräumen, sondern auch Diejenigen, die das Meiste auf Selektionsprocesse beziehen.

Die erste und nicht zu missende Grundlage der Selektionstheorie ist die individuelle Variabilität; diese liefert das Material kleinster Unterschiede, durch deren Summation im Laufe der Generationen neue Formen entstehen sollen. Wo sollen aber vererbbare individuelle Merkmale herkommen, wenn die Veränderungen, welche das Individuum im Laufe seines Lebens in Folge äusserer Einflüsse erfährt, nicht vererbbar sind? Es muss möglich sein, eine andere Quelle erblicher individueller Verschiedenheiten nachzuweisen, sonst würde entweder die Selektionstheorie hinfällig werden, — in dem Fall nämlich, dass sich das thatsächliche Fehlen erblicher individueller Unter-

schiede herausstellte, — oder, wenn solche Unterschiede unzweifelhaft existiren, so würde dies zeigen, dass in der Ihnen soeben skizzirten Theorie von der Continuität des Keimplasma's und der damit verbundenen Nichtvererbung erworbener Eigenschaften ein Fehler stecken müsse. Ich glaube indessen, dass es sehr wohl möglich ist, sich die Entstehung vererbbarer individueller Unterschiede noch in anderer Weise vorzustellen, als es bisher geschehen ist, und dies zu thun, ist die Aufgabe, die ich mir heute gestellt habe.

Man konnte bisher sich die Entstehung der individuellen Variabilität etwa folgendermassen zurechtlegen: Aus den Erscheinungen der Vererbung muss geschlossen werden, dass ein jeder Organismus die Fähigkeit besitzt, Keime zu liefern, aus welchen genaue Copieen seiner selbst hervorgehen können — theoretisch wenigstens. In Wirklichkeit aber wird dies nun nie vollständig genau der Fall sein, und zwar deshalb, weil jeder Organismus zugleich auch die Eigenschaft besitzt, auf die verschiedenen äusseren Einflüsse, welche ihn treffen und ohne welche er sich weder entwickeln, noch überhaupt existiren könnte, in verschiedener Weise zu reagiren, in dieser oder jener Weise verändert zu werden. Gute Ernährung lässt ihn stark und gross, schlechte klein und schwach werden, und was für das Ganze gilt, gilt auch für die einzelnen Theile. Da nun selbst die Kinder ein und derselben Mutter vom Beginn ihrer Existenz an immer schon von verschiedenartigen und verschieden starken Einwirkungen getroffen werden, so müssen sie nothwendigerweise auch dann ungleich werden, wenn

sie von absolut identischen Keimen abstammten mit genau den gleichen Vererbungstendenzen.

Damit hätten wir denn also individuelle Verschiedenheiten. Sobald nun aber erworbene Eigenschaften nicht vererbbar sind, wird diese ganze Deduction hinfällig, denn alle Veränderungen, welche durch bessere oder schlechtere Ernährung einzelner Theile oder des ganzen Organismus hervorgerufen werden, inbegriffen die Resultate der Uebung, des Gebrauchs oder Nichtgebrauchs einzelner Theile, sie alle können keine erbliche Unterschiede abgeben, können nicht auf die folgende Generation übertragen werden; sie sind, so zu sagen, vorübergehende, passante Charaktere.

Die Kinder des Klaviervirtuosen erben nicht die Kunst des Klavierspiels, sie müssen sie ebenso mühsam lernen, wie der Vater; sie erben nichts, als was der Vater auch als Kind schon besessen hat, eine geschickte Hand und ein musikalisches Gehirn. Auch die Sprache erben unsere Kinder nicht von uns, obwohl doch nicht nur wir, sondern eine beinahe endlos scheinende Reihe von Vorfahren dieselbe ausgeübt hat. Erst kürzlich sind wieder die Thatsachen zusammengestellt und verarbeitet worden[1]), welche lehren, dass menschliche Kinder hoch civilisirter Nationen, wenn sie isolirt von Menschen in der Wildniss aufwachsen, keine Spur einer Sprache aufweisen. Die Fähigkeit zu sprechen ist eine erworbene oder passante, keine ererbte Eigenschaft; sie vererbt sich nicht, sie vergeht mit ihrem Träger.

1) Vergl. Rauber „Homo sapiens ferus oder die Zustände der Verwilderten" Leipzig 1885.

Damit stimmen auch die Erfahrungen auf pflanzlichem Gebiete, ja sie sind hier ganz besonders prägnant.

Wenn Nägeli[1]) Alpenpflanzen von ihrem natürlichen Standort in den botanischen Garten von München versetzte, so veränderten sich manche Arten dadurch so bedeutend, dass man sie kaum wiedererkannte; die kleinen Alpen-Hieracien wurden gross, stark verzweigt und reichblüthig. Wurden aber dann solche Pflanzen, oder auch erst ihre Nachkommen wieder auf mageren Kiesboden verpflanzt, so blieb Nichts von allen den Neuerungen erhalten; sie verwandelten sich wieder zurück in die ursprüngliche alpine Form, und zwar war die Rückkehr zur Stammform stets eine vollständige, und auch dann, wenn die Art mehrere Generationen hindurch in fetter Gartenerde kultivirt worden war.

Aehnliche Versuche mit ähnlichen Resultaten sind schon 20 Jahre vor Nägeli von Alexis Jordan angestellt worden und zwar hauptsächlich am Hungerblümchen, Draba verna[2]). Die Versuche sind um so beweisender, als ihnen ursprünglich jede theoretische Tendenz fernlag. Der Verfasser wollte durch das Experiment entscheiden, ob die zahlreichen Varietäten von Draba verna, wie sie auf verschiedenen Standorten wild vorkommen, blosse Variationen sind, oder aber Arten. Da er fand, dass sie rein züchten und sich immer

---

1) Sitzungsberichte d. bair. Akad. d. Wissensch. v. 18. Nov. 1865. Vergl. auch „Mechan. phys. Theorie d. Abstammungslehre" p. 102 u. f.

2) Jordan „Remarques sur le fait de l'existence en société des espèces végétales affines", Lyon 1873.

wieder herstellen, wenn sie durch Cultur auf fremdem Boden verändert worden waren, so nahm er das Letztere an. Alle diese Versuche bestätigen also, dass äussere Einflüsse das Individuum zwar verändern können, dass aber diese Veränderungen sich nicht auf die Keime übertragen, nicht erblich sind.

Nägeli behauptet nun freilich, es gäbe überhaupt keine angeborenen individuellen Verschiedenheiten bei den Pflanzen, die Unterschiede, welche wir thatsächlich zwischen der einen und der andern Buche oder Eiche sehen, seien alle nur Standorts-Modifikationen, hervorgerufen durch die Verschiedenartigkeit der lokalen Einflüsse. Darin geht er indessen offenbar zu weit, wenn auch zugegeben werden kann, dass die angebornen individuellen Verschiedenheiten bei den Pflanzen viel schwerer von den erworbenen zu unterscheiden sind, als bei den Thieren.

Bei diesen unterliegt es keinem Zweifel, dass angeborene und vererbbare individuelle Charaktere vorkommen. Ganz besonders wichtig ist uns in dieser Beziehung der Mensch. Bei ihm ist unser Auge geübt, die kleinsten Verschiedenheiten scharf aufzufassen, ganz besonders die Gesichtszüge. Jedermann weiss, dass bestimmte Züge durch ganze Generationsfolgen gewisser Familien sich forterben — ich erinnere nur an die breite Stirn der Julier, das vorstehende Kinn der Habsburger, die gebogene Nase der Bourbonen. Beim Menschen also gibt es sicherlich erbliche individuelle Charaktere; mit derselben Sicherheit darf dies von allen unseren Hausthieren gesagt werden, und es ist nicht abzusehen,

warum wir an ihrer Existenz bei andern Thieren und bei den Pflanzen zweifeln sollten.

Nun erhebt sich aber die Frage: Wie können wir ihr Vorhandensein erklären, wenn wir auf der Vorstellung einer Continuität des Keimplasma's fussen, wenn wir die Annahme einer Vererbung erworbener Charaktere zurückweisen müssen? Wie können die Individuen einer und derselben Art verschiedenartige Charaktere erblicher Natur annehmen, da doch alle Veränderungen, welche durch äussere Einflüsse an ihnen entstehen, vergänglicher Natur sind und mit dem Individuum wieder verschwinden? Warum unterscheiden sich die Individuen nicht blos durch jene flüchtigen Verschiedenheiten, welche wir vorhin als passante bezeichneten, und wodurch entstehen jene tiefer sitzenden erblichen individuellen Merkmale, wenn sie doch durch die äussern Einflüsse, welche das Individuum treffen, nicht hervorgerufen werden können?

Man wird zunächst daran denken, dass verschiedenartige äussere Einflüsse nicht nur das fertige oder in Entwicklung begriffene Individuum selbst treffen können, sondern auch schon die Keimzelle, aus der es sich dereinst entwickeln wird. Es erscheint denkbar, dass solche Einflüsse auch verschiedenartige kleine Abänderungen in der molekularen Struktur des Keimplasma's hervorrufen könnten. Da das Keimplasma — unserer Annahme gemäss — sich von einer Generation auf die andere überträgt, so müssten also solche Veränderungen erbliche sein.

Ohne das Vorkommen solcher direkt die Keime

verändernden Einflüsse ganz in Abrede zu stellen, muss ich doch glauben, dass sie am Zustandekommen erblicher individueller Charaktere keinen Antheil haben.

Das Keimplasma, oder — wenn man lieber will — das Idioplasma der Keimzelle ist zwar gewiss in seiner feinsten Struktur äusserst komplizirt, aber trotzdem doch eine Substanz von ungemein grossem Beharrungsvermögen, eine Substanz, die sich ernährt und wächst bis ins Ungeheure, ohne aber dabei im Geringsten ihre komplizirte Molekularstruktur zu ändern. Wir dürfen dies mit Nägeli mit aller Bestimmtheit behaupten, obwohl wir direkt von dieser Struktur Nichts erfahren können. Wenn wir aber sehen, dass manche Arten Jahrtausende hindurch sich fortgepflanzt haben, ohne sich zu verändern, — ich erinnere nur an die heiligen Thiere der alten Aegypter, deren einbalsamirte Körper doch zum Theil 4000 Jahre alt sein müssen — so beweist uns dies, dass ihr Keimplasma heute noch genau dieselbe Molekularstruktur besitzt, die es vor 4000 Jahren besessen hat. Da nun ferner die Menge von Keimplasma, welche in einer einzelnen Keimzelle enthalten ist, sehr gering angenommen werden muss, und da davon wiederum nur ein sehr kleiner Bruchtheil unverändert bleiben kann, wenn die betreffende Keimzelle sich zum Thier entwickelt, so muss also schon innerhalb jedes einzelnen Individuums ein ganz enormes Wachsthum dieses kleinen Bruchtheils an Keimplasma stattfinden. Entstehen doch in jedem Individuum in der Regel Tausende von Keimzellen. Es ist deshalb nicht zu viel gesagt, dass das Wachsthum des Keimplasma's

beim ägyptischen Ibis oder dem Krokodil in jenen 4000 Jahren ein geradezu unermessliches gewesen sein muss. In den Pflanzen und Thieren, welche zugleich die Alpen und den hohen Norden bewohnen, haben wir aber Beispiele von Arten, die noch viel längere Zeiträume hindurch, nämlich seit der Eiszeit, unverändert geblieben sind, bei welchen also das Wachsthum des Keimplasma's ein noch viel grösseres gewesen sein muss.

Wenn nun trotzdem die Molekularstruktur des Keimplasma's völlig dieselbe geblieben ist, so muss dieselbe nicht leicht veränderbar sein, und es bleibt wenig Aussicht, dass die flüchtigen kleinen Verschiedenheiten in der Ernährung, wie sie ja allerdings die Keimzellen so gut als jeden andern Theil des Organismus treffen werden, eine wenn auch noch so kleine Veränderung seiner Molekularstruktur hervorrufen sollten. Sein Wachsthum wird bald schneller, bald weniger schnell vor sich gehen, aber seine Struktur wird davon um so weniger berührt werden, als diese Einflüsse meist wechselnder Natur sind, bald in dieser und bald in einer andern Richtung erfolgen.

Die erblichen individuellen Unterschiede müssen also eine andere Wurzel haben.

Ich glaube, dass sie zu suchen ist in der Form der Fortpflanzung, durch welche die meisten der heute lebenden Organismen sich vermehren: in der sexuellen, oder — wie wir mit Häckel sagen können — in der amphigonen Fortpflanzung.

Dieselbe beruht bekanntlich auf der Verschmelzung zweier gegensätzlicher Keimzellen oder vielleicht auch nur ihrer Kerne; diese Keimzellen enthalten die Keim-

substanz, das Keimplasma, und dieses wiederum ist vermöge seiner spezifischen Molekularstruktur der Träger der Vererbungstendenzen des Organismus, von welchem die Keimzelle herstammt. Es werden also bei der amphigonen Fortpflanzung zwei Vererbungstendenzen gewissermassen miteinander gemischt. *In dieser Vermischung sehe ich die Ursache der erblichen individuellen Charaktere und in der Herstellung dieser Charaktere die Aufgabe der amphigonen Fortpflanzung. Sie hat das Material an individuellen Unterschieden zu schaffen, mittelst dessen Selektion neue Arten hervorbringt.*

Das klingt vielleicht sehr überraschend und im ersten Augenblick wohl gar ganz unglaublich. Man möchte doch eher geneigt sein, zu glauben, dass eine fortgesetze Vermischung etwa schon vorhandener Unterschiede, wie sie durch Amphigonie gesetzt wird, nicht zu einer *Steigerung* dieser Unterschiede, sondern zu einer *Abschwächung* und allmählichen *Ausgleichung* derselben führen müsse, und es ist auch in der That die Meinung schon ausgesprochen worden, die sexuelle Fortpflanzung habe die Folge, die Abirrungen vom Speciescharakter rasch wieder zu verwischen. In Bezug auf die *Speciescharaktere* mag dies auch richtig sein, weil Abweichungen von ihnen so selten vorkommen, dass sie der grossen Masse normal gebauter Individuen gegenüber nicht Stand halten können. Bei den *kleinen* Verschiedenheiten aber, welche die Individuen charakterisiren, ist dies anders, weil eben jedes Individuum sie besitzt, nur wieder in

andrer Weise. Hier könnte ein Ausgleich der Verschiedenheiten nur dann eintreten, wenn wenige Individuen schon die ganze Species ausmachten. Die Zahl der Individuen aber, welche zusammen eine Art darstellen, ist im Allgemeinen nicht nur eine sehr grosse, sondern für die Rechnung geradezu eine unendlich grosse. Eine Kreuzung Aller mit Allen ist unmöglich und deshalb auch eine Ausgleichung der individuellen Unterschiede.

Um die Wirkung der sexuellen Fortpflanzung klar zu legen, nehmen wir zuerst einmal an, die Fortpflanzung sei eine monogone, eingeschlechtliche, wie solche ja in der Parthenogenese thatsächlich vorkommt; ein jedes Individuum bringe also Keimzellen hervor, von denen eine jede allein für sich zu einem neuen Individuum werde. Denken wir uns eine Art, deren Individuen völlig gleich sind, so werden auch ihre Nachkommen durch beliebig viele Generationen hindurch gleich bleiben müssen, wenn wir absehen von jenen passanten Unterschieden, wie sie durch verschiedene Ernährung u. s. w. hervorgerufen werden, ohne aber vererbbar zu sein.

Die Individuen dieser Art würden also thatsächlich zwar verschieden sein können, virtuell aber dennoch identisch sein; d. h. der Ausführung nach würden sie verschieden sein können, der Anlage nach müssten sie aber alle identisch sein; die Keime aller müssten genau dieselben Vererbungstendenzen enthalten, und wenn es möglich wäre, sie unter genau denselben Einflüssen sich entwickeln zu lassen, so müssten sie auch völlig identische Individuen aus sich hervorgehen lassen.

Verändern wir nun die Annahme dahin, dass die

Individuen der monogam, also ohne Kreuzung sich fortpflanzenden Art sich nicht nur durch passante, sondern durch *erbliche* Charaktere unterschieden. Dann würde jedes Individuum Nachkommen hervorbringen, die die gleichen erblichen Verschiedenheiten besässen, die es selbst besitzt; es würden also von jedem Individuum Generationsfolgen ausgehen, deren einzelne Individuen alle virtuell identisch wären mit ihren ersten Vorfahren. Immer wieder die nämlichen individuellen Unterschiede würden sich in jeder Generation wiederholen, und wenn alle Nachkommen auch zur Fortpflanzung gelangten, so müssten schliesslich so viele Gruppen virtuell gleicher Individuen vorhanden sein, als anfangs einzelne Individuen vorhanden waren.

Aehnliche Fälle kommen in Wirklichkeit vor, bei manchen Gallwespen, bei gewissen niedern Krustern, überhaupt bei manchen Arten, bei welchen die sexuelle Fortpflanzung ganz durch die parthenogenetische verdrängt worden ist; sie unterscheiden sich aber alle in dem einen und wichtigen Punkte von unserem hypothetischen Falle, dass bei ihnen niemals *alle* Nachkommen auch zur vollkommenen Entwickelung und zur Fortpflanzung gelangen, dass vielmehr im Allgemeinen die meisten Nachkommen vorher zu Grunde gehen, und nur etwa so viele Individuen zur Nachzucht übrig bleiben, als auch in der vorhergehenden Generation zur Fortpflanzung gelangten.

Es fragt sich nun, ob *eine solche Art Selektionsprocesse eingehen kann*. Setzen wir den Fall, es handle sich um ein *Insekt*, das im grünen Laub lebt und das dort durch die grüne Farbe seines Körpers

Schutz vor Entdeckungen geniesst. Die erblichen individuellen Unterschiede sollen in verschiedenen Nüancen von Grün bestehen. Gesetzt nun diese Art würde im Laufe der Zeit durch das Aussterben ihrer bisherigen Futterpflanze genöthigt, auf einer andern und etwas anders grün gefärbten Pflanze zu leben, so würde sie nun diesem andern Grün nicht mehr vollkommen angepasst sein. Sie würde also — um nicht immer stärker durch ihre Verfolger dezimirt zu werden, und so einem langsamen, aber sicheren Untergang entgegenzutreiben — bildlich gesprochen, sich bemühen müssen, ihre Farbe dem Grün der neuen Nährpflanze genauer anzupassen.

Man sieht leicht ein, dass sie dazu ganz und gar ausser Stande ist. Ihre erblichen Variationen bleiben Generation auf Generation stets dieselben; wenn also nicht schon von vornherein die erforderliche Nüance von Grün bei einem Individuum vorhanden war, so kann sie auch nicht hervorgebracht werden. Wäre sie aber bei Einzelnen vorhanden, dann würden nach und nach die anders gefärbten Individuen aussterben und nur die mit dem richtigen Grün würden übrig bleiben. Das wäre dann aber keine Anpassung im Sinne der Selektionstheorie; es wäre allerdings auch eine Auslese, aber es würde doch nur den Anfang des Processes darstellen, den wir als Selektionsprocess bezeichnen. Wenn dieser nichts mehr leisten könnte, als vorhandene Merkmale zur Alleinherrschaft zu bringen, dann wäre er keiner grossen Beachtung werth, denn dann könnte niemals durch ihn eine neue Art entstehen. Niemals schliesst

eine Art von vornherein schon solche Individuen in sich ein, die soweit von den übrigen abweichen, wie die Individuen der nächst verwandten Art von ihr abstehen, und noch viel weniger könnte man daran denken, mit diesem Princip die Entstehung der ganzen Organismenwelt zu erklären. Da müssten ja in der ersten Art schon alle übrigen Arten als Variationen enthalten gewesen sein. Selektion muss unendlich viel mehr leisten, wenn sie als Entwicklungsprinzip Bedeutung haben soll. Sie muss im Stande sein, die kleinen gegebenen Unterschiede in der Richtung des angestrebten Zieles zu summiren und so neue Charaktere zu schaffen. In unserm Beispiel müsste sie im Stande sein, diejenigen Individuen, deren Grün dem verlangten Grün am nächsten käme, zu erhalten, und ihre Nachkommen mehr und mehr diesem Ideal zuzuführen.

Grade davon kann aber bei der ungeschlechtlichen Art der Fortpflanzung keine Rede sein. Mit andern Worten: Selektionsprozesse im eigentlichen Sinn des Wortes, solche die neue Charaktere liefern durch allmähliche Steigerung bereits vorhandner, sind nicht möglich bei Arten mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Wenn jemals nachgewiesen würde, dass eine durch reine Parthenogenese sich fortpflanzende Art zu einer neuen umgewandelt worden wäre, so wäre damit zugleich der Beweis geführt, dass es noch andre Umwandlungskräfte gibt, als Selektionsprozesse, denn durch Selektion könnte sie nicht entstanden sein. Wenn hier überhaupt eine Auswahl der Individuen im Kampf ums Dasein eintritt, dann führt sie zum Ueberleben einer

Individuengruppe und zur Vernichtung aller übrigen. In unserm Beispiel würde nur diejenige Gruppe von Individuen übrig bleiben, deren Urahn schon die richtige Nuance von Grün besessen hätte: — damit wären denn aber zugleich wieder alle erblichen, individuellen Charaktere geschwunden, da diese ja — unserer Voraussetzung gemäss — von Anfang an innerhalb der einzelnen Gruppen gefehlt haben. Wir kommen so zu dem Resultat, dass monogame Fortpflanzung nie im Stande ist, erbliche individuelle Variabilität zu veranlassen, dass sie dagegen sehr wohl zu ihrer gänzlichen Beseitigung führen kann.

Alles dies verhält sich ganz anders bei der sexuellen Fortpflanzung. Sobald hier ein Anfang individueller Verschiedenheit gegeben ist, so kann nie wieder Gleichheit der Individuen eintreten, ja die Verschiedenheiten müssen sich sogar im Laufe der Generationen steigern, nicht im Sinne grösserer Unterschiede, wohl aber in dem immer neuer Kombinationen der individuellen Charaktere.

Beginnen wir hier mit derselben Annahme einer Anzahl von Individuen, die sich voneinander durch einige erbliche individuelle Charaktere unterscheiden, so wird schon in der folgenden Generation kein Individuum dem andern gleich sein können, sie werden alle verschieden sein müssen, und zwar nicht blos thatsächlich, sondern auch virtuell, nicht blos der zufälligen Ausführung nach, sondern auch der Anlage nach. Es wird auch keiner der Nachkommen mit einem der Vorfahren identisch sein können, da ja Jeder die Vererbungs-Tendenzen zweier Vorfahren, der Aeltern, in sich vereinigt

und sein Organismus somit gewissermassen ein Kompromiss zwischen diesen beiden Entwicklungs-Tendenzen sein wird. In der dritten Generation treffen dann die Vererbungs-Tendenzen zweier Individuen der zweiten Generation zusammen. Da aber deren Keimplasma kein einfaches mehr ist, sondern bereits aus zwei individuell verschiedenen Sorten von Keimplasma zusammengesetzt ist, so wird also ein Individuum der dritten Generation durch einen Kompromiss von vier verschiedenen Vererbungs-Tendenzen entstehen. In der vierten Generation müssen 8, in der fünften 16, in der sechsten 32 verschiedene Vererbungs-Tendenzen zusammentreffen. Eine jede von diesen wird sich in diesem oder jenem Theil des auszubauenden Organismus stärker oder schwächer geltend machen, und so wird schon in der sechsten Generation eine Menge der verschiedensten Kombinationen der individuellen Merkmale der Ahnen zum Vorschein kommen, Kombinationen, wie sie weder vorher je dagewesen waren, noch später jemals wiederkehren können.

Wir wissen nicht, auf wie viele Generationen hinaus sich die spezifischen Vererbungs-Tendenzen der ersten Generation noch geltend machen können; manche Thatsachen scheinen dafür zu sprechen, dass ihre Zahl gross ist; jedenfalls wohl ist sie grösser als sechs. Wenn wir nun bedenken, dass schon in der zehnten Generation 1020 verschiedenartige Keimplasmen mit den ihnen innewohnenden Vererbungs-Tendenzen in einem Keim zusammentreffen würden, so können wir nicht zweifeln, dass bei fortgesetzter sexueller Fortpflanzung sich niemals genau dieselben Kombinationen individueller Merk-

male wiederholen werden, sondern immer wieder neue entstehen müssen.

Zu diesem Resultate trägt vor Allem auch der Umstand bei, dass die verschiedenen Idioplasmen, welche das Keimplasma der Keimzellen eines bestimmten Individuums zusammensetzen, zu verschiedener Zeit seines Lebens in verschiedener Intensität vorhanden sind, oder mit anderen Worten, dass die Intensität dieser einzelnen Idioplasmen eine Funktion der Zeit ist. Wir müssen das aus der Thatsache schliessen, dass die Kinder derselben Aeltern niemals gleich sind, dass in dem einen mehr die Merkmale des Vaters, in dem andern die der Mutter, oder der Grossmutter, oder des Urgrossvaters hervortreten.

So führt uns denn diese Ueberlegung dahin, dass durch sexuelle Fortpflanzung schon in wenigen Generationen eine grosse Anzahl wohlmarkirter Individualitäten hervorgehen muss, selbst in dem einstweilen einmal stillschweigend angenommenen Fall einer vorfahrenlosen ersten Generation mit nur wenigen individuellen Merkmalen. Nun entstehen aber Organismen, die sich auf sexuellem Wege fortpflanzen, niemals vorfahrenlos, sie haben Vorfahren, und falls diese bereits auch die sexuelle Fortpflanzung besessen haben, so befindet sich also jede Generation einer Art in dem Zustand, den wir vorhin für die zehnte oder irgend eine noch spätere Generation angenommen haben, d. h. jedes Individuum enthält bereits ein Maximum von Vererbungs-Tendenzen in sich und eine unendliche Mannigfaltigkeit der überhaupt möglichen individuellen Merkmale (6).

Damit haben wir aber die erbliche individuelle Variabilität, wie wir sie vom Menschen und den höheren Thieren her kennen, und wie die Theorie sie braucht zur Umwandlung der Arten mittelst Selektion.

Ehe ich weiter gehe, muss ich aber jetzt eine naheliegende Frage zu beantworten suchen. Ich bin in meiner Darlegung ausgegangen von einer ersten Generation, welche bereits individuelle Merkmale besass. Woher stammen diese? Sind wir genöthigt, sie einfach als gegeben anzunehmen, ohne auf ihre Wurzel zurückgehen zu können? In diesem Falle würden wir das Problem der erblichen Variabilität nicht völlig gelöst haben. Wir haben zwar gezeigt, dass erbliche Unterschiede, wenn sie überhaupt einmal aufgetreten sind, durch sexuelle Fortpflanzung zu der Mannigfaltigkeit ausgebildet werden musste, wie wir sie thatsächlich beobachten, aber es fehlt noch der Nachweis, woher sie stammen. Wenn die äusseren Einflüsse, welche die Organismen selbst treffen, nur passante Unterschiede an ihnen hervorrufen können, wenn andererseits solche äussere Einflüsse, die die Keimzelle treffen, eine Veränderung ihrer Molekülarstruktur höchstens dann bewirken könnten, wenn sie sehr lange Zeiträume hindurch einwirken, so scheinen die Möglichkeiten für die Herleitung der erblichen Unterschiede erschöpft.

Ich glaube indessen, wir brauchen die Antwort auf die gestellte Frage nicht schuldig zu bleiben. Der Ursprung der erblichen individuellen Variabilität kann allerdings nicht bei den höheren Organismen, den Me-

tazoen und Metaphyten liegen, *er ist aber bei den niedersten Organismen zu finden, bei den Einzelligen.* Bei diesen besteht ja noch nicht der Gegensatz von Körper- und Keimzellen; sie pflanzen sich durch Theilung fort. Wenn nun ihr Körper im Laufe seines Lebens durch irgend einen äussern Einfluss verändert wird, irgend ein individuelles Merkmal bekommt, so wird dies auf seine beiden Theilsprösslinge übergehen. Wenn z. B. ein Moner durch häufiges Ankämpfen gegen Wasserströmungen die Sarkode seines Körpers etwas derber, resistenter oder auch stärker anhaftend gemacht hätte als viele andere Individuen seiner Art, so würde sich diese Eigenthümlichkeit auf seine beiden Nachkommen direkt fortsetzen, denn diese sind ja zunächst nichts anderes als seine beiden Hälften; *jede im Laufe seines Lebens auftretende Abänderung, jeder irgendwie entstandene individuelle Charakter müsste sich nothwendig auf seine Theilsprösslinge direkt übertragen.*

Wenn der Klavierspieler, dessen ich vorhin schon gedachte, seine Finger-Muskulatur durch Uebung zur höchsten Schnelligkeit und Kraftentwicklung herangebildet hat, so ist dies ein durchaus passanter Charakter, eine Ernährungs-Modifikation, die sich nicht auf seine Kinder forterbt, weil sie eben nicht im Stande ist, irgend eine Veränderung in der Molekülarstruktur seiner Keimzellen hervorzurufen, geschweige denn gerade die *adäquate*, d. h. diejenige Veränderung, welche zur Entwicklung der veränderten Charaktere des Vaters in dem Kinde führen müsste.

Beim niedersten Einzelligen ist das noch anders. Hier ist Elter und Kind in gewissem Sinn noch ein und dasselbe Wesen, das Kind ist ein Stück vom Elter und zwar gewöhnlich die Hälfte. Wenn also überhaupt die Individuen einzelliger Arten von verschiedenen äusseren Einflüssen getroffen werden, und wenn diese verändernd auf sie einwirken können, dann ist das Auftreten erblicher individueller Unterschiede bei ihnen unvermeidlich. Beide Voraussetzungen aber sind unbestreitbar. Auch lässt sich direkt beobachten, dass individuelle Unterschiede bei Einzelligen vorkommen, Unterschiede der Grösse, der Farbe, Form, Bewimperung. Freilich hat man bis jetzt darauf nicht weiter geachtet, auch sind unsere besten Mikroskope so kleinen Organismen gegenüber recht grobe Beobachtungsmittel, immerhin aber kann es nicht zweifelhaft sein, dass die Individuen einer Art nicht absolut gleich sind.

So läge denn die Wurzel der erblichen individuellen Unterschiede wieder in den äusseren Einflüssen, welche den Organismus direkt verändern, aber nicht auf jeder Organisationshöhe — wie man bisher zu glauben geneigt war — kann auf diese Weise erbliche Variabilität entstehen, vielmehr nur auf der niedersten, bei den einzelligen Wesen. Sobald aber einmal bei diesen die Ungleichheit der Individuen gegeben war, musste sie sich bei der Entstehung der höheren Organismen auf diese übertragen. Indem nun gleichzeitig die amphigone sexuelle Fortpflanzung sich ausbildete, verschärfte und

vervielfachte sie die überkommene Ungleichheit und erhielt sie in immer wechselnden Kombinationen.

Sie verschärfte sie, weil bei der steten Kreuzung von je zwei Individuen nothwendig und wiederholt der Fall eintreten muss, dass gleiche Anlagen in Bezug auf die Beschaffenheit eines bestimmten Körpertheils zusammentreffen. Wenn aber z. B. derselbe Körpertheil bei beiden Aeltern stark ausgebildet ist, so wird er nach den Erfahrungen der Züchter geneigt sein, bei den Kindern in noch stärkerer Ausbildung aufzutreten, und umgekehrt ein schwach ausgebildeter in noch schwächerer. Die amphigone Fortpflanzung muss also die Folge haben, dass ein jeder Charakter der Art, der überhaupt individuellen Schwankungen unterworfen ist, in vielen Individuen in verstärkter, in vielen anderen in abgeschwächter, in noch zahlreicheren in einem mittleren Ausbildungsgrad anzutreffen ist. Damit aber ist das Material gegeben, mittelst dessen Selektion jeden Charakter je nach Bedürfniss weiter steigern oder weiter abschwächen kann, indem sie durch Beseitigung der minder passenden Individuen die Chance geeigneter Kreuzungen von Generation zu Generation steigert.

Theoretisch aber wird man zugeben, dass, wenn eine Art existirte, die nur eine kleine Anzahl individueller Unterschiede besässe, die aber bei verschiednen Individuen verschiedne Theile beträfen, diese Anzahl sich mit jeder Generation vermehren müsste, und zwar so lange, bis alle Theile, an denen überhaupt Variationen vorkamen, bei allen Individuen ihr besonderes, individuelles Gepräge erhalten hätten.

Sexuelle Fortpflanzung muss aber weiterhin die mindestens ebenso wichtige Folge haben, die vorhandenen Unterschiede zu vermehren und sie stets wieder neu zu kombiniren.

Das Erstere wird bei den heute bestehenden Arten kaum noch der Fall sein können, weil bei ihnen kein Theil mehr ohne individuelles Gepräge sein wird. Viel wichtiger ist der zweite Punkt, die Erzeugung immer neuer Kombinationen von individuellen Merkmalen durch die sexuelle Fortpflanzung. Denn wir müssen uns vorstellen — wie auch schon Darwin es ausgesprochen hat — dass bei dem Züchtungsprozess der Natur nicht bloss einzelne Merkmale umgeändert werden, sondern wohl immer mehrere, vielleicht sogar zahlreiche zu gleicher Zeit. Es gibt keine zwei noch so nahe verwandte Arten, welche sich nur in einem einzigen Charakter unterschieden; auch für unser nicht besonders scharfes Auge sind der unterscheidenden Merkmale immer mehrere, oft viele, und wenn wir im Stande wären, in absoluter Schärfe zu vergleichen, würden wir wahrscheinlich Alles an zwei nahestehenden Arten verschieden finden.

Nun beruht allerdings ein grosser Theil dieser Unterschiede auf Korrelation, aber ein anderer Theil muss auf gleichzeitiger primärer Abänderung beruhen.

Ein oft genannter grosser Schmetterling der ostindischen Wälder, die Kallima paralecta, gleicht in sitzender Stellung sehr täuschend einem welken Blatt, nicht nur in der Farbe, sondern auch in einer Zeich-

nung, welche die Rippen des Blattes nachahmt. Nun setzt sich aber diese Zeichnung aus zwei Stücken zusammen, von welchen das obere auf dem Vorderflügel das untere auf dem Hinterflügel steht. Die beiden Flügel müssen also vom Schmetterling in der Ruhe so gehalten werden, dass die beiden Stücke der Zeichnung genau aufeinanderpassen, andernfalls würde die Zeichnung dem Schmetterling nichts nützen. Wirklich hält auch der Schmetterling die Flügel so, wie es nöthig ist, natürlich unbewusst dessen, was er thut. Es ist also in seinem Gehirn ein Mechanismus vorhanden, der ihn dazu zwingt. Nun ist es klar, dass dieser Mechanismus sich erst ausgebildet haben kann, als die Flügelhaltung für den Schmetterling wichtig wurde, d. h. als die Aehnlichkeit mit einem Blatt bereits im Werden war, und umgekehrt konnte diese Aehnlichkeit mit dem Blatt sich erst ausbilden, als der Schmetterling die Gewohnheit annahm, seine Flügel in der bestimmten Weise zu halten. Beide Charaktere müssen sich also gleichzeitig und in Gemeinschaft miteinander ausgebildet und gesteigert haben, die Zeichnung, indem sie aus einer ungefähren Aehnlichkeit zu einer immer genaueren Lage des Blattes fortschritt, die Flügelhaltung, indem sie sich immer genauer auf eine ganz bestimmte Stellung präzisirte. Es muss also hier gleichzeitig eine Züchtung gewisser feinster Strukturverhältnisse des Nervensystems und eine solche der Vertheilung der Farbstoffe auf dem Flügel stattgefunden haben, und es werden also solche Individuen zur Nachzucht ausgewählt worden sein, welche nach beiden Richtungen hin Brauchbares lieferten.

Solche Kombinationen der geforderten Merkmale zu bieten, ist offenbar die sexuelle Fortpflanzung leicht im Stande, da sie ja fortwährend die verschiedensten Charaktere durcheinander mischt, und darin scheint mir in der That eine ihrer bedeutendsten Wirkungen zu liegen.

Ueberhaupt wüsste ich der sexuellen Fortpflanzung keine andere Bedeutung beizumessen, als die, das Material an erblichen individuellen Charakteren zu schaffen, mit welchen die Selektion arbeiten kann. Die sexuelle Fortpflanzung ist so allgemein verbreitet unter allen Abtheilungen der vielzelligen Pflanzen und Thiere, die Natur geht so selten, man möchte sagen so ungern von ihr ab, dass ihr nothwendig eine ganz hervorragende Bedeutung innewohnen muss. Wenn aber in der That Selektionsprozesse es sind, welche neue Arten hervorbringen, dann beruht ja die Entwicklung der gesammten Organismenwelt auf diesen Prozessen, und dann ist in der That die Rolle, welche Amphigonie in der Natur zu spielen hätte, indem sie die Selektionsprozesse bei den vielzelligen Organismen ermöglicht, nicht nur keine unbedeutende, sondern vielmehr eine der denkbar grossartigsten.

Wenn ich aber sage, die sexuelle Fortpflanzung habe die Bedeutung, die Umgestaltung der höheren Organismen zu ermöglichen, so ist das nicht etwa gleichbedeutend mit der Behauptung, die sexuelle Fortpflanzung sei entstanden, um die Artbildung möglich zu machen. Ihre Wirkung kann nicht zugleich ihre Ursache sein; erst musste sie da sein, ehe sie die erbliche Variabilität hervorrufen konnte. Ihr erstes Auf-

treten muss also eine andere Ursache gehabt haben. Welches diese war, das kann heute wohl Niemand schon mit Sicherheit und in präciser Weise sagen. Die Lösung des Räthsels liegt in dem Vorläufer der eigentlichen sexuellen Fortpflanzung, in der Konjugation der Einzelligen. Die Verschmelzung zweier einzelliger Individuen zu Einem, wie sie die einfachste und also wohl ursprünglichste Form der Konjugation darstellt, muss eine direkte und unmittelbare Wirkung haben, welche von Nutzen für die Existenz der betreffenden Art ist.

Vermuthungen liessen sich darüber wohl aufstellen, und es ist vielleicht nicht ohne Nutzen, sie etwas näher ins Auge zu fassen. Biologen von der Bedeutung Victor Hensen's[1]) und Eduard van Beneden's[2]) haben geglaubt, die Conjugation sowie ganz allgemein die sexuelle Fortpflanzung als eine „Verjüngung des Lebens" auffassen zu sollen. Auch Bütschli vertritt diese Anschauung wenigstens in Bezug auf die Conjugation. Diese Forscher stellen sich vor, die wunderbare Erscheinung des Lebens, die ja in ihren tieferen Ursachen noch immer als ein Räthsel vor uns liegt, könne nicht aus sich selbst heraus ins Unbegrenzte weiterdauern, das Uhrwerk bleibe nach längerer oder kürzerer Zeit stille stehen, die Vermehrung der auf rein ungeschlechtlichem Wege sich fortpflanzenden Organismen höre zuletzt

---

1) S. Hermann's „Handbuch d. Physiologie" Theil II, „Physiologie der Zeugung" von V. Hensen.

2) E. van Beneden, „Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire." Gand u. Leipzig 1883. s. 404 u. f.

auf, etwa so, wie das Leben des Einzelnen schliesslich aufhört oder wie ein in Umdrehung begriffenes Rad in Folge der Reibung schliesslich still steht und eines neuen Anstosses bedarf, um sich weiter zu drehen. Damit die Fortpflanzung ununterbrochen fortdauere, sei eine „Verjüngung" der lebendigen Substanz nöthig, ein Aufziehen des Uhrwerks der Fortpflanzung und diese „Verjüngung" sehen jene Forscher in der sexuellen Fortpflanzung und in der Conjugation, also in der Vereinigung zweier Zellen, der Keimzellen oder zweier einzelliger Organismen.

Edouard van Beneden drückt dies folgendermassen aus: „Il semble que la faculté que possèdent les cellules, de se multiplier par division soit limitée: il arrive un moment où elles ne sont plus capables de se diviser ultérieurement, à moins qu'elles ne subissent le phénomène du rajeunissement par le fait de la fécondation. Chez les animaux et les plantes les seules cellules capables d'être rajeunies sont les oeufs; les seules capables de rajeunir sont les spermatocytes. Toutes les autres parties de l'individu sont vouées à la mort. La fécondation est la condition de la continuité de la vie. Par elle le générateur echappe à la mort." (A. a. O. p. 405). Nach Victor Hensen aber lässt sich der Satz vertheidigen: „Durch die normale Befruchtung wird der Tod vom Keim und dessen Produkten ferngehalten." Das bis zur Entdeckung der Parthenogenese „angenommene Gesetz," dass das Ei befruchtet werden müsse, gelte zwar jetzt nicht mehr,

aber man sei gezwungen, die Hypothese zu machen, „dass dennoch nach vielen Generationen selbst das am meisten parthenogenetische Ei einer Befruchtung bedürfen" werde. (A. a. O. p. 236).

Wenn man dieser Anschauung auf den Grund geht, so ist sie eigentlich nichts Anderes, als eine Uebersetzung der Thatsache, dass die sexuelle Fortpflanzung unbegrenzt fortdauert — soweit wir sehen können. Daraus und aus ihrer allgemeinen Verbreitung wird geschlossen, dass ungeschlechtliche Fortpflanzung nicht unbegrenzt fortdauern würde, falls sie bei einer Thierart zur alleinigen Fortpflanzungsart geworden wäre. Der Beweis für diesen letzteren Satz kann aber nicht beigebracht werden, und man würde vielleicht überhaupt nicht dazu gekommen sein, ihn aufzustellen, wenn man die Allgemeinheit der sexuellen Fortpflanzung auf eine andre Weise zu erklären gewusst, wenn man dieser offenbar überaus bedeutungsvollen Einrichtung eine andere Bedeutung zuzuschreiben gewusst hätte.

Aber auch abgesehen von der Unmöglichkeit eines Beweises scheint mir die Verjüngungs-Theorie doch auch wenig befriedigend. Der ganze Begriff der „Verjüngung" hat etwas Unbestimmtes, Nebelhaftes, die Vorstellung von der Nothwendigkeit einer Verjüngung des Lebens, so geistreich sie ist, lässt sich wohl nur schwer mit unsern sonstigen, auf rein physikalische und mechanische Triebkräfte abzielenden Vorstellungen vom Leben vereinigen. Wie soll man es sich denken, dass ein Infusorium, welches durch fortgesetzte Zweitheilung seine Fortpflanzungs-

fähigkeit zuletzt eingebüsst hätte, dieselbe dadurch wiedererlangt, dass es mit einem andern, ebenfalls zu weiterer Zweitheilung unfähig gewordenen Individuum sich vereinigt und zu einem Individuum verschmilzt? Zwei Mal Nichts kann nicht Eins geben, und wollte man annehmen, in jedem solchen Thier stecke nur $^1/_2$ Fortpflanzungskraft, so würden die Beiden zusammen zwar Eins geben, aber man könnte das kaum eine „Verjüngung“ nennen; es wäre ganz einfach eine Addition, wie sie unter andern Umständen auch durch blosses Wachsthum erreicht wird — wenn wir jetzt einmal von dem in meinen Augen wichtigsten Moment der Conjugation absehen: der Vermischung zweier Vererbungstendenzen. Wenn der Begriff der Verjüngung Etwas bedeuten soll, so müsste durch die Conjugation eine lebendige Kraft erzeugt werden, welche vorher in den Einzelthieren nicht vorhanden war. Diese Kraft müsste aus Spannkräften entstehen, welche sich in den Einzelthieren während der Periode ihrer ungeschlechtlichen Fortpflanzung angesammelt hätten, und diese müssten verschiedener Natur sein und so beschaffen, dass sie sich im Moment der Conjugation zur lebendigen Fortpflanzungskraft verbänden!

Der Vorgang wäre etwa vergleichbar der Bewegung zweier Raketen, die durch einen in ihnen selbst gelegenen Explosivstoff, etwa Nitroglycerin, so fortgeschleudert würden, dass sie sich unterwegs einmal treffen müssten. Das Fortfliegen würde so lange andauern, bis alles Nitroglycerin vollständig verbraucht wäre, und es müsste dann Stillstand eintreten, wenn nicht während des Davon-

fliegens sich der explosive Stoff von Neuem wieder erzeugte. Dies geschähe nun so, dass in der einen Rakete Salpetersäure, in der andern Glycerin gebildet würde, so dass beim Zusammentreffen wieder Nitroglycerin in derselben Menge und in gleicher Vertheilung auf beide Raketen entstehen könnte, wie es beim Beginn der Bewegung vorhanden war. So würde sich die Bewegung immer wieder mit der gleichen Geschwindigkeit erneuern und in alle Ewigkeit fortdauern können.

Theoretisch lässt sich ja so Etwas ausdenken, aber bei der Uebertragung auf wirkliche Verhältnisse stösst man doch auf erhebliche Schwierigkeiten. Von allem Andern abgesehen, wie soll es möglich sein, dass das Nitroglycerin, also die Fortpflanzungskraft sich durch die fortgesetzte Theilung erschöpft und doch zugleich in ihrem einen Bestandtheil, sich in demselben Körper und während derselben Zeit wieder erzeugt? Der Verlust der Theilungsfähigkeit kann in letzter Instanz doch nur auf dem Verlust der Assimilation, der Ernährungs- und Wachsthumskraft beruhen, wie sollte aber diese abgeschwächt und schliesslich verloren gehen und doch zugleich dieselbe Kraft in ihrer einen Componente wieder angesammelt werden können?

Ich glaube, ehe man zu so gewagten Annahmen schreitet, ist es doch besser, sich mit der einfachen Vorstellung zu begnügen, dass die Kraft unbegrenzter Assimilation und damit auch unbegrenzter Fortpflanzungsfähigkeit ein Attribut der lebendigen Materie ist, und dass die Form der Fortpflanzung, ob geschlechtlich, ob

ungeschlechtlich, an und für sich keinen Einfluss auf die Fortdauer dieses Processes hat, dass Kraft und Materie auch hier unzertrennlich verbunden sind, und dass die Kraft kontinuirlich mit der Materie wächst. Das schliesst nicht aus, dass Verhältnisse eintreten können, unter welchen Beides nicht mehr geschieht.

Zu der Vorstellung von der „Verjüngung" könnte ich mich nur dann entschliessen, wenn nachgewiesen würde, dass in der That eine Vermehrung durch Theilung niemals — nicht etwa blos unter bestimmten Bedingungen — ins Unbegrenzte fortgehen könne. Das kann aber nicht nachgewiesen werden, ebensowenig, als das Gegentheil. Soweit also ist der Boden des Thatsächlichen auf beiden Seiten gleich unsicher. Der Verjüngungs-Hypothese aber steht die Thatsache der Parthenogenese entgegen, denn wenn überhaupt die Befruchtung eine Verjüngung bedeutet und auf der Vereinigung differenter Kräfte und Stoffe beruht, welche dadurch Fortpflanzungskraft hervorbringen, dann ist nicht abzusehen, wieso dieselbe Fortpflanzungskraft gelegentlich auch einmal durch den einen Stoff allein (die Eizelle) gebildet werden kann. Logischerweise sollte das so wenig möglich sein, als dass Salpetersäure oder Glycerin, jedes allein für sich die Wirkung des Nitroglycerins ausübt! Man flüchtet sich nun freilich hinter die Annahme, dass in dem Fall der Jungfernzeugung „eine Befruchtung für eine ganze Reihe von Generationen ausreiche," allein das ist nicht nur eine unerweisbare Annahme, sondern sie steht in Widerspruch mit der Thatsache, dass dasselbe Ei, welches sich

parthenogenetisch entwickeln kann, auch befruchtungsfähig ist. Wenn seine Fortpflanzungskraft hinreichte, um sich zu entwickeln, wieso kann es dann auch befruchtet werden, und wenn sie nicht hingereicht hätte, wieso kann es sich entwickeln? Und doch kann ein und dasselbe Ei der Biene unbefruchtet oder befruchtet ein neues Thier aus sich hervorgehen lassen und man kann auch dadurch diesem Dilemma nicht entschlüpfen, dass man die weitere, ebenfalls nicht zu beweisende Annahme macht, zur Entwicklung eines männlichen Thieres gehöre weniger Fortpflanzungskraft als zu der eines weiblichen. Allerdings gehen aus den unbefruchteten Eiern der Biene die Männchen, aus den befruchteten die Weibchen hervor, aber bei andern Arten verhält es sich umgekehrt, oder die Befruchtung steht in gar keiner Beziehung zum Geschlecht.

Wenn aber die blosse Thatsache der Parthenogenese — wie mir wenigstens scheint — genügt, um die Verjüngungstheorie zu widerlegen, so soll doch nicht unerwähnt bleiben, dass bei manchen Arten die parthenogenetische Fortpflanzung heute — wir wissen nicht, seit wie langer Zeit — die *einzige* Fortpflanzungsform ist, ohne dass wir auch nur die geringste Abnahme in der Fruchtbarkeit der betreffenden Arten bemerken könnten.

Aus allen diesen Erwägungen geht wohl hervor, dass weder die jetzige, noch die ursprüngliche Bedeutung der Conjugation die eines „Verjüngungsprocesses“ in dem oben bezeichneten Sinn gewesen sein kann, und es fragt sich, welche andere Bedeutung der Process in seinen ersten Anfängen gehabt haben mag?

Rolph[1]) sprach vor längerer Zeit den Gedanken aus, die Conjugation sei eine Art der Ernährung; die zwei zusammenfliessenden Individuen verzehrten sich gewissermassen. Auch Cienkowsky[2]) will in der Conjugation nur eine beschleunigte Assimilation sehen. Allein zwischen dem Vorgang der Conjugation und dem der Ernährung besteht nicht nur ein wesentlicher Unterschied sondern gradezu ein Gegensatz! Hensen[3]) bemerkte zu der Cienkowsky'schen Ansicht sehr richtig: „die Verschmelzung an sich ist noch keine beschleunigte Ernährung, weil selbst dann, wenn sich beide Individuen dabei ernähren wollten, doch keines von Beiden dabei ernährt wird, solange nicht das eine oder andere untergeht und dann wirklich gefressen wird." Damit ein Thier einem andern zur Nahrung diene, muss es getödtet, in flüssige gelöste Form gebracht und schliesslich assimilirt werden, hier aber treten die zwei Protoplasma-Leiber aneinander, und verschmelzen zusammen, ohne dass Eins von ihnen in gelöste Form überginge. Zwei Idioplasmen mit allen in ihnen enthaltenen Vererbungstendenzen vereinigen sich. Wenn aber auch gewiss keine Ernährung im eigentlichen Sinne hier stattfindet, insofern keines der beiden Thiere durch die Verschmelzung ein Plus von gelöster Nahrung erhält, so muss doch nach einer Richtung hin die Folge der Verschmelzung eine ähnliche sein, wie sie auch durch Ernährung

1) Rolph, „Biologische Probleme." Leipzig 1882.
2) Cienkowsky, Arch. f. mikr. Anat. IX, p. 47. 1873.
3) Hensen, „Physiologie der Zeugung." p. 139.

und Wachsthum eintreten würde: Die Körpermasse vermehrt sich und zugleich die Gesammtmenge der an sie gebundenen Kräfte, und es ist nicht undenkbar, dass auf diese Weise, Leistungen ermöglicht werden, die unter den speciellen, grade obwaltenden Verhältnissen ohnedies nicht hätten eintreten können.

In dieser Richtung wird man wenigstens zu suchen haben, wenn man die ursprüngliche Bedeutung der Conjugation und damit zugleich ihre phyletische Entstehung erforschen will. Soll aber jetzt schon eine vorläufige Formel für diese erste Wirkung und Bedeutung der Conjugation gegeben werden, so würde ich sagen: die Conjugation ist ursprünglich eine Stärkung der Kräfte des Organismus in Bezug auf Vermehrung, welche dann eintrat, wenn aus äussern Gründen (Luft, Wärme, Nahrungs-Mangel u. s. w.) das Heranwachsen des Einzelthiers zu der dazu erforderlichen Grösse nicht möglich war.

Dies kann nicht etwa als gleichbedeutend mit „Verjüngung" betrachtet werden, denn diese soll nothwendig zur Erhaltung der Fortpflanzung sein und müsste somit ganz unabhängig von äussern Umständen periodisch eintreten, während in meinen Augen die Conjugation ursprünglich nur unter ungünstigen Lebensbedingungen eintrat und der Art über diese hinweg half.

Welches nun aber auch die ursprüngliche Bedeutung der Conjugation gewesen sein mag, bei den höheren Protozoen scheint dieselbe schon ganz in den Hintergrund getreten zu sein. Darauf deutet schon die Veränderung

im Verlauf des Processes selbst. Verschmelzen doch höhere Infusorien in der Conjugation in der Regel nicht vollständig und dauernd miteinander[1]), wie dies niedere Protozoen thun. Es scheint mir möglich, ja wahrscheinlich, dass bei diesen der Vorgang schon die volle Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung hat und nur noch als Variabilitätsquelle in Betracht kommt.

Mag sich dies aber so verhalten oder nicht, so viel scheint mir sicher, dass, sobald einmal Metazoen und Metaphyten bestanden, welche von den Einzelligen her die sexuelle Fortpflanzung überkommen hatten, diese nicht wieder auf die Dauer verloren gehen konnte.

Wir wissen ja, dass Charaktere und Einrichtungen, die schon in einer Reihe von Ahnen bestanden haben, mit ungemeiner Zähigkeit weiter vererbt werden, auch wenn sie von einem unmittelbaren Nutzen für den Träger nicht sind; die rudimentären Organe der verschiedensten Thiere und nicht zum wenigsten des Menschen geben uns davon eindringliches Zeugniss. Hat doch noch die jüngste Zeit wieder einen solchen Fall ans Licht gebracht, ich meine den Nachweis eines sechsten Fingers beim menschlichen Embryo[2]), eines

---

1) Bei der sog. „knospenförmigen Conjugation der Vorticellinen, Trichodinen u. s. w. findet Verschmelzung statt.

2) Vergl. 1. Bardeleben „Zur Entwicklung der Fusswurzel", Sitzungsber. d. Jen. Gesellschaft. Jahrg. 1885, 6. Febr. u. Verhandl. d. Naturforscherversammlung zu Strassburg, 1885, p. 208. 2. G. Baur „Zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Wirbelthiere", Zool. Anzeiger, 1885 p. 326 u. 486.

Theils, der schon seit der Entstehung der Amphibien nur noch als Rudiment fortgeführt wurde[1]). Ueberaus langsam nur werden überflüssige Organe rudimentär, und ungeheure Zeiträume müssen vergehen, ehe sie vollständig geschwunden sind. Je älter aber ein Charakter ist, um so unvertilgbarer ist er dem Organismus eingeprägt. Darauf beruht ja eben das, was oben als „physische Constitution der Art" bezeichnet wurde, das Ensemble von vererbten und einander angepassten, zu einem harmonischen Ganzen verwebten Charakteren. Diese specifische Natur des Organismus ist es, welche ihn in andrer Weise reagiren lässt gegen äussere Einflüsse, als irgend einen andern Organismus, welche es bedingt, dass er nicht in jeder beliebigen Weise sich verändern kann, sondern dass zwar sehr zahlreiche, aber doch nur bestimmte Variations-Möglichkeiten für ihn gegeben sind. Darauf beruht es ferner, dass nicht Charaktere aus der Constitution einer Art beliebig herausgenommen und andre dafür eingesetzt werden können. Variationen eines Wirbelthiers ohne Wirbelsäule oder feste Achse können nicht vorkommen, nicht deshalb, weil die Wirbelsäule als Stütze des Körpers unentbehrlich ist, sondern vielmehr deshalb, weil dieser Charakter seit undenklichen Zeiten vererbt und dadurch so befestigt ist, dass eine Variation desselben in irgend einem höheren, die Existenz des Organs bedrohenden Grade

---

1) Bei Fröschen existirt die sechste Zehe an den Hinterfüssen als rudimentärer Praehallux. Vergl. Born, Morpholog. Jahrbuch, Bd. I, 1876.

überhaupt nicht mehr vorkommen kann. Gerade die Auffassung von der Entstehung der erblichen Variabilität durch die amphigone Fortpflanzung macht es klar, dass der Organismus gewissermassen nur an seiner Oberfläche im Schwanken erhalten wird, während die von langeher ererbten Grundfesten seiner Constitution dadurch nicht berührt werden.

So wird auch die sexuelle Fortpflanzung selbst, nachdem sie einmal ungezählte Protozoen-Generationen und -Arten hindurch in Form der Konjugation bestanden hatte, nicht wieder aufgehört haben, auch wenn der ursprünglich damit verknüpfte physiologische Effekt an Wichtigkeit verlor oder ganz in den Hintergrund trat. Sie konnte aber um so weniger aufgegeben werden, wenn durch sie allein der unermessliche Vortheil der Anpassungsfähigkeit der Art an neue Existenzbedingungen beibehalten werden konnte. Was unter den niederen Protisten auch ohne Amphigonie erreichbar war, die Bildung neuer Arten, das war bei den Metazoen und Metaphyten nur noch mit ihr zu erreichen. Erbliche Verschiedenheiten der Individuen konnten nur noch auf diesem Wege entstehen und sich erhalten. Aus diesem Grunde konnte die Amphigonie nicht wieder verschwinden, denn jede Art, die sie beibehielt, musste den andern, denen sie etwa verloren gegangen war, überlegen sein und sie im Laufe der Zeiten verdrängen, denn nur sie konnten sich den wechselnden Bedingungen der Existenz fügen, sich neuen Verhältnissen anpassen. Je länger aber die sexuelle Fort-

pflanzung andauerte, um so fester musste sie sich der Art-Konstitution einfügen, um so schwerer konnte sie wieder verloren gehen.

Dennoch ist sie in einzelnen Fällen verloren gegangen, wenn auch zunächst nur in bestimmten Generationen. So wechseln bei den Blattläusen und bei manchen niederen Krustern Generationen mit parthenogenetischer Fortpflanzung mit solchen ab, die sich noch auf sexuellem Wege fortpflanzen. In den meisten Fällen aber lässt sich einsehen, dass hier ein bedeutender Nutzen aus dem theilweisen Wegfall der Amphigonie für die Existenzfähigkeit der Art entsprang; durch die partielle Parthenogenese konnte in gegebener Zeit eine ungleich stärkere Vermehrung der Individuenzahl erreicht werden, und diese ist bei den eigenthümlichen Existenzbedingungen dieser Arten von entscheidender Bedeutung. Eine Krusterart, die in rasch austrocknenden Pfützen lebt und aus Dauereiern hervorgeht, die im Schlamm eingetrocknet lagen, hat meist nur eine sehr kurze Spanne Zeit zur Verfügung, um die Existenz einer folgenden Generation zu sichern. Die wenigen Dauereier, welche den Nachstellungen zahlreicher Feinde entgangen sind, schlüpfen aus bei der ersten niedergefallenen Regenmenge; sie wachsen in wenigen Tagen heran und pflanzen sich nun als „Jungfern-Weibchen“ in rascher Folge fort. Ihre Nachkommen desgleichen, und so entsteht in kurzer Zeit eine unglaubliche Menge von Individuen, die nun auf geschlechtlichem Wege wieder Dauereier erzeugen. Wenn dann auch die Pfütze wieder austrocknet, so ist

dennoch die Existenz der Kolonie gesichert, denn bei der enormen Zahl von Thieren, die Dauereier erzeugten, ist auch die Zahl der Dauereier eine überaus grosse, und aller Zerstörung zum Trotz werden immer noch genug übrig bleiben, um später eine neue Generation entstehen zu lassen. Die sexuelle Fortpflanzung ist also hier nicht etwa zufällig oder aus inneren Gründen, sondern aus ganz bestimmten äusseren Zweckmässigkeitsgründen aufgegeben worden.

Es gibt aber auch einzelne Fälle, in denen die sexuelle Fortpflanzung ganz ausgefallen ist und Parthenogenese die einzige Form der Fortpflanzung bildet. Im Thierreich sind das vorwiegend solche Arten, bei deren nächsten Verwandten wir den eben besprochenen Wechsel von Parthenogenese und Amphigonie beobachten, manche Gallwespen und Blattläuse, auch einzelne Kruster des süssen und salzigen Wassers. Man kann sich vorstellen, dass sie aus jenen Fällen mit Wechselfortpflanzung hervorgegangen sind durch Ausfall der amphigonen Generationen.

Aus welchen Motiven dies geschah, ist im einzelnen Fall nicht immer ganz leicht auszumachen, doch werden im Allgemeinen hier dieselben Momente in Betracht gekommen sein, welche auch die erste Einführung der Parthenogenese veranlassten. Wenn eine Crustaceen-Art mit der eben kurz skizzirten Wechselfortpflanzung (Heterogonie) in noch höherem Grade als bisher von Feinden decimirt würde, so würde offenbar in einer noch mehr gesteigerten Fruchtbarkeit der drohenden Vernichtung

Schach geboten werden können. Diese aber würde durch reine Parthenogenese erreicht werden können (5), indem dadurch die Zahl der eierproducirenden Individuen der bisherigen Geschlechts-Generationen auf das Doppelte der bisherigen Zahl vermehrt würden.

In gewissem Sinne wäre dies das letzte und äusserste Mittel, durch welches eine Art ihre Existenz sichern könnte, ein Mittel, welches sie aber später einmal theuer zu bezahlen haben würde. Denn wenn meine Ansicht über die Ursachen der erblichen individuellen Variabilität richtig ist, dann müssen alle solche Arten mit rein parthenogenetischer Fortpflanzung auf den Aussterbe-Etat gesetzt sein, nicht in dem Sinn, dass sie unter den jetzt herrschenden Lebensbedingungen aussterben müssten, wohl aber in dem, dass sie unfähig sind, sich neuen Lebensbedingungen anzupassen, sich in neue Arten umzuwandeln. Sie können Selektionsprozesse nicht mehr eingehen, weil sie durch den Verlust der sexuellen Fortpflanzung die Möglichkeit verloren haben, die erblichen individuellen Charaktere, welche bei ihnen vorkommen, zu mischen und zu steigern.

Die Thatsachen — soweit solche vorliegen — bestätigen diesen Schluss, denn wir begegnen nirgends ganzen Gruppen von Arten oder Gattungen, die sich rein parthenogenetisch fortpflanzten. Dies müsste aber der Fall sein, wenn jemals Parthenogenese durch ganze Artfolgen hindurch die alleinige Fortpflanzungsform gewesen wäre. Wir finden sie immer nur sporadisch und unter solchen Verhältnissen, die uns schliessen lassen,

dass sie erst bei der betreffenden Art zur ausschliesslichen Herrschaft gelangt sei. So verhält es sich bei den Thieren, und bei den Pflanzen bildet die von de Bary entdeckte Apogamie einer einzelnen Varietät einer Farnart einen genau entsprechenden Fall.

Es gibt schliesslich noch eine Gruppe von Thatsachen ganz anderer Art, welche, soweit wir heute urtheilen können, mit meiner Auffassung von der Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung stimmen und als eine Stütze derselben aufgeführt werden können. Ich meine das Verhalten funktionsloser Organe bei Arten mit parthenogenetischer Fortpflanzung.

Unter der Voraussetzung, dass erworbene Charaktere nicht vererbt werden — und dies ist die Grundlage der hier entwickelten Ansichten — können Organe, die nicht mehr gebraucht werden, nicht auf dem direkten Wege rudimentär werden, wie man sich es bisher vorstellte. Wohl nimmt das nicht funktionirende Organ an Stärke und Ausbildungsgrad ab in dem Individuum, welches dasselbe nicht gebraucht, allein die erworbene Verschlechterung desselben vererbt sich nicht auf die Nachkommen. Die Erklärung für das thatsächlich feststehende Rudimentärwerden nicht mehr gebrauchter Theile muss somit auf einem andern Weg versucht werden. Man wird dabei von dem Gesichtspunkt ausgehen müssen, dass neue Formen nicht nur durch Selektion geschaffen werden, sondern auch erhalten. Damit ein Theil des Körpers bei irgend einer Art auf der Höhe seiner Leistungen erhalten werde, müssen alle

Individuen, welche ihn in minder vollkommener Weise besitzen, von der Fortpflanzung ausgeschlossen werden, d. h. sie müssen im Kampf ums Dasein unterliegen. Oder um ein bestimmtes Beispiel zu geben: bei einer Art, die, wie etwa Raubvögel, in ihrem Nahrungserwerb von der Schärfe ihres Sehorgans abhängen, werden unausgesetzt alle minder scharfsichtigen Vögel[1]) ausgemerzt werden müssen, weil sie die Wettbewerbung um die Nahrung mit den höchst scharfsichtigen nicht aushalten können. Sie gehen zu Grunde, ehe sie zur Fortpflanzung gelangt sind, und ihre minder guten Sehorgane werden nicht weiter vererbt. Auf diese Weise erhält sich die Scharfsichtigkeit der Raubvögel auf der grösstmöglichen Höhe. Sobald nun aber ein Organ nicht mehr gebraucht wird, hört diese unausgesetzte Auslese der Individuen mit den besten Organen auf, und es tritt das ein, was ich als *Panmixie* bezeichne. Jetzt gelangen nicht mehr blos die auserlesenen Individuen mit den besten Organen zur Fortpflanzung, sondern ebensowohl auch solche mit minder guten. *Eine Vermischung aller überhaupt vorkommenden Gütegrade des Organs muss die unausbleibliche Folge sein, und somit auch im Laufe der Zeit eine durchschnittliche Verschlechterung des betreffenden Organs.* So wird eine Art, die sich in lichtlose Höhlen zurückgezogen hat, nothwendig nach

1) Ich wiederhole hier das Beispiel, welches ich schon früher bei dem ersten Versuch, die Wirkungen der Panmixie klar zu legen, gewählt habe. Vergl. meine Schrift: „Ueber Vererbung“.

und nach schlechtere Augen bekommen, da kein Fehler im Bau dieses Organs, der in Folge der individuellen Variation einmal vorkommt, korrigirt wird, sondern ein jeder sich weiter forterben und befestigen kann. Dies muss um so mehr geschehen, als die Nachbar-Organe, die ja alle für das Leben des Thieres von Bedeutung sind, an Stärke gewinnen, was das funktionslose Organ an Raum und Nahrungsstoffen verliert. Da nun auf jeder Stufe rückschreitender Umbildung immer wieder individuelle Schwankungen des Organs vorkommen, so wird das Sinken desselben von seiner ursprünglichen Höhe sehr langsam zwar, aber ganz sicher so lange fortgehen müssen, bis auch der letzte Rest desselben geschwunden ist. Wie ungeheuer langsam dies vor sich geht, das zeigen ja zahlreiche Fälle von rudimentären Organen, der oben erwähnte embryonale sechste Finger des Menschen so gut, als die im Fleisch steckenden Hinterbeine der Wale, oder die embryonalen Zahnkeime derselben Thiere. Ich glaube, dass gerade die enorme Langsamkeit dieses allmählichen Schwindens funktionsloser Organe viel besser mit meiner Auffassung stimmt als mit der bisherigen. Denn der Effekt des Nichtgebrauchs eines Organs ist im Laufe eines Einzellebens schon ein recht beträchtlicher. Uebertrüge er sich, selbst nur in Abschwächung, direkt auf die Nachkommen, so müsste ein Organ schon in hundert, geschweige in tausend Generationen auf ein Minimum reducirt sein. Und wie viel Millionen von Generationen mögen vergangen sein, seit etwa die Bartenwale ihre Zähne nicht

mehr gebraucht und durch die Fischbeinbarten ersetzt haben? Wir wissen es nicht ziffermässig, aber die ganze Masse der Tertiärgebirge ist seit jener Zeit von den älteren Schichten als Schlamm abgeschwemmt, ins Meer versenkt, gehoben und zum grossen Theil wieder abgeschwemmt worden.

Wenn nun diese Ansicht von den Ursachen der Verkümmerung nichtgebrauchter Organe als richtig angenommen werden darf, dann folgt daraus, dass rudimentäre Organe nur bei Arten mit sexueller Fortpflanzung vorkommen können, nicht bei solchen mit ausschliesslich parthenogenetischer Fortpflanzung. Denn Variabilität beruht nach meiner Auffassung auf der sexuellen Fortpflanzung, das Verkümmern eines nicht mehr gebrauchten Organs aber beruht sogut auf der Variabilität desselben, wie irgend eine Veränderung in aufsteigender Richtung. Aus doppeltem Grunde müssen wir also erwarten, dass Organe, welche nicht mehr gebraucht werden, bei Arten mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung unverkümmert bleiben: erstens, weil überhaupt nur ein sehr geringer Grad von vererbbarer Variabilität vorhanden sein kann, soweit nämlich ein solcher aus der Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung der Vorfahren sich weitergeerbt hat, und zweitens, weil selbst diese geringe Variabilität nicht zur Vermischung kommt, weil Panmixie nicht eintreten kann.

Es scheint sich nun wirklich so zu verhalten, wie die Theorie es verlangt: bei parthenogenetisch sich fortpflanzenden Arten werden über-

flüssige Organe nicht rudimentär. Soweit meine Erfahrungen reichen, verkümmert z. B. die Samentasche, das Receptaculum seminis nicht, obgleich es doch bei der Parthenogenese völlig ausser Funktion gesetzt ist. Ich lege kein grosses Gewicht dem Umstand bei, dass die Psychiden und Solenobien, Schmetterlinge, deren parthenogenetische Fortpflanzung durch Siebold und Leuckart festgestellt wurde, noch den vollständigen weiblichen Geschlechtsapparat besitzen, weil bei diesen Arten hier und da noch Kolonien mit Männchen vorkommen. Wenn auch die meisten Kolonien rein weibliche sind, so weist doch das Vorkommen von Männchen in andern darauf hin, dass die Eingeschlechtlichkeit der ersteren noch nicht von sehr langer Dauer sein kann. Der Process der Umwandlung der Art aus einer zweigeschlechtlichen in eine eingeschlechtliche, nur aus Weibchen bestehende ist hier noch nicht überall zum Abschluss gelangt, er ist noch in Gang.

Aehnlich verhält es sich mit mehreren Arten von Gallwespen, die sich durch Parthenogenese fortpflanzen. Auch hier kommen noch einzelne Männchen vor, und zwar nicht blos in einzelnen Kolonien, sondern überall. So zählte Adler bei der gewöhnlichen Rosen-Gallwespe sieben Männchen auf 664 Weibchen [1]).

Dagegen scheinen bei einigen Muschelkrebschen (Ostracoden) die Männchen völlig zu fehlen, wenigstens habe ich mich seit Jahren vergeblich bemüht,

---

1) Adler, Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXXV, 1881.

sie irgendwo, oder zu irgend einer Jahreszeit aufzufinden [1]).

Dahin gehört Cypris vidua und Cypris reptans. Trotzdem nun hier die Umwandlung der früher zweigeschlechtlichen Art zu rein weiblichen Arten abgeschlossen zu sein scheint [2]), besitzen die Weibchen doch noch die grosse, birnförmige Samentasche mit ihrem langen, in vielen Spiralwindungen aufgerollten, mit starkem Drüsenbelag versehenen Stiel. Dies ist um so auffallender, als gerade bei den Muschelkrebschen dieser Apparat sehr komplicirt ist, also rückläufige Veränderungen desselben leicht zu bemerken wären. Auch bei den Rindenläusen (Chermes) ist die Samentasche den Weibchen unverkümmert geblieben, obwohl hier die Männchen ganz zu fehlen scheinen, wenigstens trotz der vereinten Anstrengungen mehrerer scharfsichtiger Beobachter nicht aufgefunden werden konnten. Ganz anders verhält es sich dagegen bei Arten mit Wechselfortpflanzung. Den Sommerweibchen der Blattläuse ist die Samentasche verloren gegangen, aber bei diesen

---

1) Vergl. meinen Aufsatz: „Parthenogenese bei den Ostracoden" im „Zool. Anzeiger" 1880, p. 82. Derartige negative Befunde wiegen sonst nicht schwer, und mit Recht. Hier aber verhält es sich anders, weil die Anwesenheit von Männchen in einer Kolonie von Muschelkrebsen auf indirektem Wege sehr leicht festzustellen ist. Sobald eine Kolonie überhaupt Männchen enthält, findet man die Samentasche aller reifen Weibchen mit Samen gefüllt, und umgekehrt kann man völlig sicher sein, dass die Männchen fehlen, wenn man in der Samentasche einer Anzahl von reifen Weibchen keinen Samen gefunden hat.

2) Völlige Sicherheit können wir darüber deshalb nicht haben, weil es ja denkbar ist, dass in andern als den untersuchten Kolonien noch Männchen vorkommen.

Insekten hat die geschlechtliche Fortpflanzung nicht aufgehört, sondern wechselt regelmässig ab mit der Jungfernzeugung.

Gewiss ist auch dieser Beweis für die Richtigkeit meiner Auffassung der sexuellen Fortpflanzung kein absoluter, vielmehr nur ein Wahrscheinlichkeits-Beweis. Mehr lässt sich zur Zeit überhaupt noch nicht geben, dazu sind wir noch nicht reich genug an Thatsachen, von denen viele erst aufgesucht werden können, nachdem die Frage einmal gestellt ist. Es handelt sich hier um verwickelte Erscheinungen, deren Erkenntniss wir uns nicht auf einmal, sondern nur allmählich nähern können.

So viel hoffe ich indessen doch gezeigt zu haben, dass die Selektionstheorie keineswegs unvereinbar ist mit dem Gedanken von der „Continuität des Keimplasma's" und weiter, dass — sobald wir diesen Gedanken als richtig annehmen — die sexuelle Fortpflanzung in einem ganz neuen Licht erscheint, einen Sinn bekommt, gewissermassen verständlich wird.

Die Zeit ist vorüber, in der man glaubte, durch das blosse Sammeln von Thatsachen die Wissenschaft vorwärts zu bringen. Wir wissen, dass es nicht darauf ankommt, möglichst viele beliebige Fakta aufzuhäufen, gewissermassen einen Katalog der Thatsachen anzulegen, sondern dass es sich darum handelt, solche Thatsachen festzustellen, deren Verbindung durch den Gedanken uns in den Stand setzt, irgend einen Grad von Einsicht in irgend einen Naturvorgang zu erlangen. Um aber zu

wissen, auf welche neue Feststellungen es zunächst ankommt, ist es unerlässlich, das, was wir bereits davon besitzen, zu ordnen, zusammenzufassen und zu einer theoretisch begründeten Gesammtauffassung zu verbinden. Das ist es, was ich heute versucht habe zu thun.

Aber handelt es sich hier nicht vielleicht um viel zu verwickelte Erscheinungen, als dass wir sie jetzt schon in Angriff nehmen dürften, sollten wir nicht ruhig warten, bis erst die einfacheren Erscheinungen in ihre Komponenten zerlegt sein werden, und ist die Mühe und Arbeit, die wir uns gegenüber solchen Fragen, wie der von der Vererbung oder der Umwandlung der Arten geben, nicht nutzlos und verloren?

Allerdings hört man gar manchmal solche Aeusserungen; ich glaube aber, sie beruhen auf einer Unklarheit über die Methode der Naturforschung, welche die Menschheit bisher eingehalten hat und welche somit doch wohl in den natürlichen Beziehungen begründet ist, in welchen wir zur Natur stehen.

Man vergleicht nicht selten die Wissenschaft mit einem Gebäude, welches in solidester Weise aufgeführt werde, indem man Stein auf Stein, Thatsache auf Thatsache lege und so allmählich zu immer grösserer Höhe und Vollendung emporsteige. Bis zu einem gewissen Punkt trifft ja auch dieser Vergleich zu, aber er lässt doch leicht übersehen, dass dies Gebäude an keiner Stelle den Boden berührt, dass es für jetzt mindestens noch vollständig in der Luft schwebt. Denn keine einzige Wissenschaft, auch die Physik nicht, hat

ihren Bau von unten angefangen, vielmehr haben sie alle mehr oder weniger hoch oben in der Luft begonnen und dann weiter nach unten gebaut; den Erdboden aber hat auch die Physik noch nicht erreicht, die ja gerade über das Wesen der Materie und der Kraft noch am aller unsichersten ist. Wir können bei keiner Erscheinungsgruppe mit der Erforschung ihres letzten Grundes anfangen, weil uns gerade hier die Mittel zur Erkenntniss versagen; wir können nicht vom Einfachen anfangen und zum Complizirten fortschreiten, nicht synthetisch und deduktiv verfahren und die Erscheinungen von unten an aufbauen, sondern analytisch und induktiv von oben nach unten; wenigstens doch im Grossen und Ganzen.

Das ist ja auch unbestritten, aber es wird doch oft vergessen, wie der vorhin berührte Einwurf beweist. Dürften wir die verwickelten Erscheinungen erst dann in Angriff nehmen, wenn wir die einfacheren vollständig — soweit dies möglich — erkannt hätten, dann müssten wir sammt und sonders Physiker und Chemiker werden und erst, wenn wir mit Physik und Chemie vollständig fertig wären, dürften wir zur Erforschung der lebenden Natur übergehen. Dann dürfte es auch heute noch keine wissenschaftliche Medizin geben, da doch die pathologische Physiologie nicht angefangen werden könnte, ehe nicht die normale Physiologie fertig wäre. Und wie Manches verdankt doch die normale Physiologie der pathologischen, ein Beispiel, dass es nicht nur erlaubt, sondern in hohem Grade vortheilhaft ist, wenn die verschiedenen Erscheinungskreise gleichzeitig bearbeitet werden.

Wo wäre ferner — wenn wir den Weg vom Einfachen zum Zusammengesetzteren überall einzuhalten hätten — die Descendenzlehre, deren Einfluss unsere Erkenntniss auf biologischem Gebiet in geradezu unermesslicher Weise gefördert hat?

Aber unter der oft gehörten Forderung, man solle so komplizirte Erscheinungen, wie z. B. die Vererbung jetzt noch nicht in Angriff nehmen, verbirgt sich noch eine andere Unklarheit, nämlich die, als sei eine Thatsache deshalb unsicherer, weil ihre Ursachen sehr verwickelte, für uns zunächst noch nicht übersehbare sind. Aber ist es denn weniger sicher, dass aus dem Ei eines Adlers wieder ein Adler wird, oder dass die Eigenthümlichkeiten des Vaters und der Mutter auf das Kind übertragen werden, als dass ein Stein zu Boden fällt, wenn er nicht unterstützt wird? Und lässt sich nicht aus der Thatsache, dass der Vererbungsantheil von Vater und Mutter ganz oder nahezu gleich ist, ein ganz bestimmter und sicherer Schluss ziehen auf die Menge der wirksamen Substanz in den beiderlei Keimzellen? Oder ist es nutzlos, dergleichen Schlüsse zu ziehen? ist es nicht vielmehr der einzige Weg, auf dem wir allmälig in die Tiefe der Erscheinungen hinabsteigen können?

Nein! Die Wissenschaft vom Lebendigen hat nicht zu warten, bis Physik und Chemie fertig sind, und die Erforschung der Vererbungsvorgänge hat nicht zu warten, bis die Physiologie der Zelle fertig ist. Ich möchte die Wissenschaft im Ganzen eher einem Bergwerk vergleichen, das zur Aufgabe hat, ein ausgedehntes und

vielfach verzweigtes Erzlager aufzuschliessen. Es wird nicht nur von einem Punkt, sondern von vielen zugleich in Angriff genommen. Von gewissen Stellen aus kommt man rascher auf die tieferen Erzgänge, von anderen kann man nur die oberflächlicheren erreichen, von allen aber wird irgend eine Strecke des komplizirten Ganzen klar gelegt. Je vielfacher die Angriffspunkte sind, um so vollständiger wird die Kenntniss werden, die man von dem Ganzen erlangt, und überall ist werthvolle Einsicht zu erreichen, wenn nur mit Umsicht und Ausdauer gearbeitet wird.

Aber eben die Umsicht gehört auch dazu; oder um aus dem Bilde zu treten: das Verbinden der Thatsachen durch den Gedanken. So wenig Theorien werth sind ohne festen Boden, so wenig sind Thatsachen werth, die zusammenhangslos nebeneinander liegen. Ohne Hypothese und Theorie giebt es keine Naturforschung. Sie sind das Senkblei, mit dem wir die Tiefe des Oceans unverstandener Erscheinungen untersuchen, um danach den ferneren Kurs unseres Forschungsschiffes zu bestimmen. Sie geben uns kein absolutes Wissen, aber sie geben uns den Grad von Einsicht, der augenblicklich möglich ist. Ohne Leitung theoretischer Anschauungen aber weiterforschen, heisst soviel als im dicken Nebel auf gut Glück weiter gehen ohne Weg und ohne Compass. Man kommt auch auf diese Weise wohin, aber ob in eine Steinwüste unverständlicher Thatsachen, oder in das geordnete System klarer, zusammenhängender, nach einem Ziel führender Wege, das ist dann Sache des

Zufalls, der in den meisten Fällen gegen uns entscheidet.

In diesem Sinne mögen Sie auch den Wegweiser oder Compass des Gedankens, den ich Ihnen heute vorlegte, aufnehmen. Sollte ihm auch bestimmt sein, später durch einen besseren ersetzt zu werden; wenn er nur im Stande ist, die Forschung ein Stück weiter zu führen, so hat er seinen Zweck erfüllt.

ZUSÄTZE.

1. Ein Beweis gegen die Umwandlung aus innern Gründen [1]).

Wenn Nägeli's Anschauung von der in den Organismen selbst liegenden treibenden Umwandlungsursache als „phyletische Umwandlungskraft“ bezeichnet wurde, so soll damit nicht gesagt sein, dass dieselbe etwa jenen mystischen Principien zuzurechnen sei, welche nach Anderen als „das Unbewusste“ oder unter irgend einem sonstigen Titel die Direktion der Transmutationen übernehmen sollten. Das sich von innen heraus verändernde „Idioplasma“ Nägeli's ist im Gegentheil durchaus als naturwissenschaftliches, d. h. mechanisch wirkendes Princip gedacht; es ist theoretisch unzweifelhaft vorstellbar, es fragt sich nur, ob es in Wirklichkeit so existirt. Nach Nägeli stellt „die wachsende organische Substanz“ (eben das „Idioplasma“) „nicht nur ein Perpetuum mobile dar, insofern der Substanz ohne Ende Kraft und Stoff von aussen geboten wird“ zum unausgesetzten Fortwachsen, „sondern auch durch innere Ursachen ein Perpetuum variabile“ (a. a. O. p. 118). Gerade dies ist aber fraglich, ob es die Struktur des Idioplasma's selbst ist, welche es zwingt, sich im Laufe seines Wachsthums allmählich zu verändern, oder ob nicht vielmehr die äusseren Bedingungen es sind, welche das in kleinen Amplitüden hin und her schwankende Idioplasma durch Summirung dieser kleinen Unterschiede

---

1) Zusatz zu pag. 5.

in bestimmter Richtung zur Veränderung zwingt. Im Text wurde schon gezeigt, dass wir mit der Nägeli'schen Annahme Nichts gewinnen, weil das Haupträthsel, welches uns die organische Natur zu lösen aufgibt, die Anpassung dabei ungelöst bleibt. Diese Theorie erklärt also die Erscheinungen nicht; ich glaube, es lässt sich aber auch zeigen, dass sie mit Thatsachen im Widerspruch steht.

Wenn das Idioplasma wirklich die ihm von Nägeli zugeschriebene Eigenschaft der spontanen Veränderlichkeit besässe, wenn es sich durch sein Wachsthum selbst allmählich verändern und dadurch neue Arten hervorbringen müsste, dann sollte man erwarten, dass die Lebensdauer der Arten, der Gattungen, Familien u. s. w. nahezu die gleiche sein würde, wenigstens doch bei Formen von gleicher Complikation des Baues. Die Zeit, welche das Idioplasma braucht, um sich so weit zu verändern, dass die Umwandlung zur neuen Art erfolgt, müsste bei gleicher Organisationshöhe, oder, was dasselbe ist, bei gleicher Complicirtheit der Molekülarstruktur des Idioplasma's die gleiche sein. Mir scheint es eine unabweisbare Consequenz aus der Nägeli'schen Annahme zu sein, dass das verändernde Moment allein in dieser Molekülarstruktur selbst liege. Wenn nichts weiter zur Veränderung des Idioplasma's gehört, als eine bestimmte Wachsthumsgrösse desselben — d. h. also eine bestimmte Zeit, während deren sich die Art mit einer bestimmten Intensität fortpflanzt — dann muss die Veränderung bei jedem Idioplasma nach Erreichung dieser Wachsthumsgrösse, oder

nach Ablauf dieser Zeit eintreten. Mit andern Worten: die Lebensdauer einer Art von ihrer Entstehung durch Umwandlung aus einer älteren Art bis zu ihrer Umwandlung in eine neue muss bei Arten von gleicher Organisationshöhe die gleiche sein. Dieser Folgerung aus dem Nägeli'schen Princip entsprechen aber die Thatsache durchaus nicht. Die Lebensdauer der Arten ist eine überaus verschiedene. Manche entstehen und vergehen wieder innerhalb einer einzigen geologischen Formation, andere dauern mehrere Formationen hindurch, wieder andere sind nur auf einzelne Abtheilungen einer Formation beschränkt. Nun kann man ja allerdings die Organisationshöhe einer Art nicht so genau abschätzen, die Unterschiede könnten also auf Ungleichheiten in der Organisationshöhe beruhen, oder auch vielleicht darauf beruhen, dass es Arten gäbe, die überhaupt nicht mehr umwandlungsfähig sind, und die nun, ohne sich weiter umzuformen, unter günstigen äussern Verhältnissen noch ungemessene Zeiträume weiter leben könnten; das wäre aber eine weitere Hypothese, und zwar eine, die mit der ersten Hypothese von der nothwendig in der Molekülarstruktur begründeten Veränderlichkeit des Idioplasma's durch das Wachsthum allein in direktem Gegensatz stände. Auch sagt Nägeli selbt: „Durch die inneren Ursachen verändert sich die Substanz der Abkömmlinge der Urwesen“ — das heisst also das Idioplasma — „beständig, auch wenn die Generationenreihe eine unendliche Dauer erreichte“ (a. a. O. p. 118); sonach gibt es also keinen Stillstand in dem Veränderungsprocess des Idioplasma's,

so wenig bei der einzelnen Art als bei der Organismenwelt im Ganzen. Man könnte sich auch hinter die Lückenhaftigkeit unserer geologischen Kenntnisse flüchten, allein die Anzahl sicherer Daten ist doch zu gross, und die Thatsache steht fest, dass manche Gattungen z. B. die Cephalopoden-Gattung Nautilus, vom Silur anfangend durch alle drei geologischen Zeitalter hindurch bis in unsere Tage ausgedauert hat, während alle ihre Verwandte aus dem Silur (Orthoceras, Gomphoceras, Goniatites u. s. w.) schon seit zwei geologischen Zeitaltern ausgestorben sind.

Eine kühne und gewandte Dialektik kann ja gegen alle derartige Argumente immer noch manches einwenden; für einen an und für sich schon ausreichenden Beweis gegen die Selbstveränderlichkeit des Nägeli'schen Idioplasma's will ich deshalb auch die geologischen Thatsachen nicht ausgeben; sie sind dazu in der That nicht vollständig genug. Man könnte ja in dem Fall von Nautilus z. B. nur einwerfen, dass wir hinter das Silur nicht zurückgehen können in Bezug auf Cephalopoden-Schalen, dass es also möglich sei, die silurischen Verwandten des Nautilus hätten schon ebensolang in vorsilurischer Zeit gelebt, als Nautilus in nachsilurischer. Immerhin wird man das mindestens zugeben müssen, dass die Thatsachen der Geologie der Nägeli'schen Hypothese keinen Anhalt gewähren: von einem auch nur annähernd regelmässigem Wechsel der Formen ist keine Spur zu erkennen.

2. Nägeli's Erklärung der Anpassungen [1]).

Zur Erklärung der Anpassungen nimmt Nägeli an, dass äussere Einwirkungen unter Umständen geringe bleibende Veränderungen zur Folge haben können. Wenn dann derartige Einwirkungen „während langer Zeiträume beständig in dem gleichen Sinne thätig sind", so kann sich „die Umstimmung" — (im Idioplasma) — „zu einer bemerkbaren Grösse steigern, d. h. zu einer Grösse, welche in sichtbaren äussern Merkmalen sich kundgibt" (p. 137). Daraus allein resultirt nun noch keine Anpassung, die ja darin besteht, dass die eintretende Abänderung zweckentsprechend ist. Nägeli macht nun geltend, dass äussere Reize häufig ihre „Hauptwirkung gerade an der gereizten Stelle geltend machen, und zwar bei einem schädlichen Eingriff in der Weise, dass der Organismus sich bereit macht, denselben abzuwehren. Es findet ein Zudrang von Säften nach der Stelle statt, welche von dem Reiz getroffen wurde, und es treten diejenigen Neubildungen ein, welche geeignet sind, die Integrität des Organismus wiederherzustellen und allenfalls verloren gegangene Theile, soweit es möglich ist, wieder zu ersetzen." So beginnt

---

1) Zusatz zu pg. 6.

um die verwundete Stelle eines lebenden Pflanzengewebes das gesunde Gewebe zu wuchern und die Wunde mit einer „vielschichtigen undurchdringlichen Korkhaut (Wundkork)“ abzuschliessen und zu schützen u. s. w. Gewiss gibt es zahlreiche derartige zweckmässige Reaktionen des Organismus, auch des thierischen. Auch die Verwundungen unseres eignen Körpers rufen eine Wucherung des umgebenden Gewebes hervor, welche zum Schluss der Wunde führt, und bei Salamandern wächst sogar das abgeschnittene Bein, oder der Schwanz wieder von Neuem. Ja die zweckmässige Beantwortung der Reize geht so weit, dass der hellgrüne, auf hellgrünem Blatt sitzende Laubfrosch dunkelbraun wird, wenn man ihn in dunkle Umgebung bringt. Er passt sich der Farbe seiner Umgebung an und erlangt dadurch Schutz vor seinen Feinden. Es fragt sich nur, ob diese Fähigkeit der Organismen auf gewisse Reize in zweckmässiger Weise zu antworten, primäre, ursprüngliche Eigenschaften der betreffenden Organismen sind. Die Fähigkeit, ihre Hautfarbe der Umgebung entsprechend zu ändern, ist eine wenig verbreitete und beruht z. B. beim Laubfrosch auf einem recht verwickelten Reflex-Mechanismus, darauf nämlich, dass gewisse Farbzellen der Haut mit Nerven in Verbindung stehen[1]), welche aus dem Gehirn des Thieres kommen und dort durch Vermittlung von Nervenzellen mit den nervösen Centren des Sehorganes in der Weise zusammenhängen, dass starkes Licht, welches die Netzhaut des Auges trifft,

1) Vergl. Brücke, „Farbenwechsel des Chamäleon“ Wien. Sitzber. 1851 und Leydig „Die in Deutschland lebenden Saurier.“ 1872.

einen Reiz auf sie ausübt, der nun durch die erwähnten Hautnerven nach jenen Farbstoffzellen der Haut hingeleitet wird, diese Zellen zur Zusammenziehung veranlasst und auf diese Weise der Haut die hellgrüne Färbung verleiht. Hört der starke Lichtreiz auf, so dehnen sich die Farbstoffzellen wieder aus und bedingen dadurch eine dunkle Färbung der Haut. Dass die Chromatophoren der Haut hier nicht direkt auf den Lichtreiz reagiren, beweist der Lister'sche Versuch[1]): geblendete Laubfrösche reagiren nicht mehr auf Licht. Hier liegt es auf der Hand, dass wir es mit einer sekundär erworbenen Eigenschaft des betreffenden Organismus zu thun haben; aber es wäre doch erst noch zu beweisen, dass nicht sämmtliche von Nägeli angeführte zweckmässige Reaktionen der Organismen erworbene Eigenschaften, Anpassungen sind, und keineswegs primäre oder Ur-Eigenschaften der lebenden Substanz.

Gewiss gibt es auch Reaktionen der Organismen, die nicht auf Anpassung beruhen, aber diese sind auch gar nicht immer zweckmässige. Sonderbarerweise führt Nägeli unter seinen Beispielen zweckmässiger Reaktionen auf äussere Reize auch die Gallenbildung bei Pflanzen an. Man kann aber wohl kaum behaupten, dass die Gallen von irgend welchem Nutzen für die Pflanze seien; sie sind im Gegentheil zuweilen recht schädlich. Nützlich sind sie nur für das Insekt, welches unter dem Schutz und der Ernährung der Galle heranwächst. Es ist durch die neueren vortrefflichen Unter-

1) Philosoph. Transact. Vol. 148, p. 627—644.

suchungen von Adler in Schleswig[1]) und von Beyerinck[2]) in Delfft nachgewiesen worden, dass nicht, wie man früher glaubte, der Stich der eierlegenden Gallwespe den Reiz zur Entwicklung der Galle setzt, sondern vielmehr lediglich die aus dem Ei sich entwickelnde Larve. Die Anwesenheit dieses sich bewegenden kleinen Fremdkörpers reizt die Gewebe der Pflanze in ganz bestimmter Weise und zwar so, wie es für die Larve vortheilhaft ist, nicht für die Pflanze! Für diese würde es vortheilhaft sein, wenn sie den lebendigen Fremdkörper tödtete, ihn einkapselte mit einer nahrungslosen Holzschicht, ihn vergiftete mit einem ätzenden Sekret oder auch ihn einfach durch Zellwucherung erdrückte. Aber nichts von alledem geschieht! Die Wucherung indifferenter Zellen, das sog. „Plastem" Beyerinck's geschieht rund um den noch in der Eihülle eingeschlossenen Embryo, aber nur um ihn herum, nicht in der Richtung gegen ihn, er selbst bleibt frei, und es bildet sich so eine eng ihn umschliessende Höhle, die sog. Larvenkammer. Es ist hier nicht der Ort darauf einzugehen, wie wir uns etwa vorstellen können, dass die Pflanze hier zu einer ihr selbst mindestens doch indifferenten, oft auch geradezu schädlichen Bildung gezwungen wird, zu einer Bildung, die ihrem Feind zum

1) Adler, „Beiträge zur Naturgeschichte der Cynipiden", Deutsche entom. Zeitschr. XXI, 1877, p. 209 und: Derselbe „Ueber den Generationswechsel der Eichen-Gallwespen", Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV, p. 151. 1880.

2) Beyerinck, „Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen". Verhandl. d. Amsterd. Akad. d. Wiss. 1883. Bd. 22.

Nutzen gereicht und aufs Genaueste seinen Bedürfnissen angepasst ist. So viel aber leuchtet ein, dass hier ein Fall von selbstschützender Reaktion auf den Reiz nicht vorliegt, dass somit keineswegs immer die Reaktion des Organismus auf äussere Reize eine für ihn selbst zweckmässige ist.

Wenn man nun aber auch wirklich die vorkommenden zweckmässigen Antworten der Organismen auf Reize als primäre und nicht als erworbene Eigenthümlichkeiten des Organismus ansehen dürfte, so würde dies doch nicht im entferntesten zur Erklärung der thatsächlich vorhandenen Anpassungen ausreichen. Nägeli versucht es, einige specielle, von ihm ausgewählte Fälle mit diesem Princip der „direkten Bewirkung" zu erklären. Er betrachtet den dicken Haarpelz der Säugethiere kalter Klimate, den Winterpelz von Thieren der gemässigten Zone als direkte Reaktion „des Hautorgans" auf die „Einwirkung der Kälte", die „Hörner, Krallen, Stosszähne der Thiere als entstanden durch den Reiz, der beim Angriff oder bei der Vertheidigung auf bestimmte Stellen der Körperoberfläche ausgeübt wurde" (a. a. O. p. 144). Es ist dies dieselbe Erklärung, welche schon im Anfang dieses Jahrhunderts von Lamarck gegeben wurde. Sie klingt noch einigermassen annehmbar, da ja in der That z. B. das Auftreten eines dichten Pelzes bei den Säugethieren gemässigten Klima's mit der kalten Jahreszeit zusammentrifft. Es fragt sich nur, ob die Fähigkeit der Haut solcher Thiere, beim Eintritt der Kälte eine grössere Anzahl Haare hervorwachsen zu lassen, nicht selbst wieder eine sekundär erworbene Eigenschaft

ist, so wie das Grünwerden des Laubfrosches auf den Reiz starken Lichtes hin!

Hierbei handelt es sich aber doch nur um die zahlreichere Hervorbringung schon vorhandener Theile, wie aber soll es möglich gewesen sein, dass die Blumenblätter mit ihren so bestimmten und oft so komplicirten Formen sich dadurch aus Staubgefässen entwickelten, dass „die blüthenstaub- und säfteholenden Insekten fortwährend durch Krabbeln und kleine Stiche“ einen Reiz setzten, der eine „Steigerung des Wachsthums“ veranlasste! Wie ist es überhaupt möglich, aus einer Steigerung des Wachsthums allein die Entstehung einer Bildung zu erklären, an der jeder Theil seine bestimmte Bedeutung hat, seine bestimmte Rolle bei der Anlockung der Insekten, beim Vorgang der durch sie vermittelten Kreuzungsbefruchtung zu spielen hat! und nicht nur die mannigfachen Eigenthümlichkeiten der Form, sondern auch die der Farbe. Warum sind Nachtblumen durch die Insektenkrabbelei weiss geworden, Tagblumen aber bunt, warum findet sich so häufig ein bunter oder glänzender Fleck am Zugang zu dem in der Tiefe versteckt liegenden Honig der Blume, das sog. Saftmal?

Ueberdies gibt es ja noch eine ganze Schaar von Farben- und Form-Anpassungen der auffallendsten Art, bei welchen von einem Reiz gar nicht die Rede sein kann, der auf das betreffende Organ eingewirkt haben könnte. Oder sollte die grüne Raupe, Wanze, Heuschrecke durch das Sitzen im Grünen einem Hautreiz ausgesetzt sein, der in der Haut grünes Pigment erzeugt? Sollte die einem dürren Zweig ähnliche Stabheuschrecke

durch das Sitzen auf solchen Zweigen, oder durch das Ansehen derselben einem umgestaltenden Reiz auf ihren Körper unterliegen? Und wenn man nun vollends an die Fälle eigentlicher Nachäffung denkt, wie kann eine Art von Schmetterling dadurch, dass sie in Gemeinschaft mit einer andern Art umherfliegt, einen derartigen Reiz auf diese Letztere ausüben, dass sie ihr in Gestalt und Färbung ähnlich wird? Und in vielen Fällen von Nachäffung leben Vorbild und Nachbild nicht einmal immer an denselben Orten! So die Schmetterlinge, Fliegen und Käfer, welche die gefürchteten Wespen nachahmen.

Die Erklärung der Anpassungen ist der schwache Punkt der *Nägeli*'schen Theorie. Es ist geradezu wunderbar, dass ein so scharfer Denker dies nicht selbst bemerkt hat. Man hat fast den Eindruck, als *wollte* er die Selektionstheorie nicht verstehen, wenn er z. B. über die gegenseitige Anpassung der Schmetterlings-Rüssel und der Blumen mit röhrenförmiger Blumenkrone Folgendes sagt (p. 150): „Zu den merkwürdigsten und allgemeinsten Anpassungen, die wir an der Gestalt der Blüthen beobachten, gehören die langröhrigen Kronen in Verbindung mit den langen Rüsseln der Insekten, welche im Grunde der engen und langen Röhren Honig holen und dabei die Fremdbestäubung der Pflanzen vermitteln. Beide Einrichtungen“ „haben sich allmählich zu ihrer jetzigen Höhe entwickelt, die langröhrigen Blüthen aus röhrenlosen und kurzröhrigen, die langen aus kurzen Rüsseln. Beide haben sich ohne Zweifel in gleichem Schritt ausgebildet, so dass stets die Länge der beiden Organe ziemlich gleich war.“

Dagegen ist nichts einzuwenden, aber nun folgt weiter: „Wie könnte nun ein solcher Entwicklungsprocess nach der Selektionstheorie erklärt werden, da in jedem Stadium desselben vollkommene Anpassung bestand? die Blumenröhre und der Rüssel hatten beispielsweise einmal die Länge von 5 oder 10 Mm. erreicht. Wurde nun die Blumenröhre bei einigen Pflanzen länger, so war die Veränderung nachtheilich, weil die Insekten beim Besuch derselben nicht mehr befriedigt wurden und daher Blüthen mit kürzeren Röhren aufsuchten, die längeren Röhren mussten nach der Selektionstheorie wieder verschwinden. Wurden andrerseits die Rüssel bei einigen Thieren länger, so erwies sich diese Veränderung als überflüssig und musste nach der nämlichen Theorie als unnöthiger Aufwand wieder beseitigt werden. Die gleichzeitige Umwandlung aber der beiden Organe wird nach der Selektionstheorie zum Münchhausen, der sich selbst am Zopf aus dem Sumpfe zieht."

Nach der Selektionstheorie gestaltet sich aber dieser Fall ganz anders. Blume und Schmetterlingsrüssel kämpfen nicht etwa miteinander um die grössere Länge der entsprechenden Theile, sie steigern sich nicht gegenseitig, sondern allein die Blume verlängerte allmählich ihre Krone, und der Schmetterling folgte nur nach. Das Verhältniss ist nicht dasjenige von Verfolger und Verfolgtem, wo etwa Jeder der schnellere zu sein strebt und so die Schnelligkeit Beider im Laufe der Generationen bis zur grösstmöglichen Höhe gesteigert wird. Sie verhalten sich auch nicht, wie ein insektenfressender Vogel zu einer von ihm hauptsächlich verfolgten Schmetter-

lingsart, in welchem Fall zwei ganz verschiedene Eigenschaften fort und fort bis zu ihrem erreichbaren Maximum gesteigert werden können, beim Schmetterling z. B. Aehnlichkeit mit den welken Blättern am Boden, zwischen welche er sich flüchtet, wenn er verfolgt wird, beim Vogel aber die Scharfsichtigkeit. Solange die letztere noch steigerbar ist, so lange wird es einem Schmetterlings-Individuum noch zum Vortheil gereichen, dem Blatt ein Wenig mehr zu gleichen als seine übrigen Artgegenossen, denn er wird im Stande sein, auch den etwas scharfsichtigeren Vogel-Individuen zu entschlüpfen, während umgekehrt das etwas scharfsichtigere Vogel-Individuum mehr Aussicht hat, auch besser geschützte Schmetterlings-Exemplare zu erhaschen. Nur auf diese Weise können wir uns das Zustandekommen so weitgehender Aehnlichkeiten mit Blättern und andern Pflanzentheilen erklären, wie sie ja mehrfach bei den Insekten vorkommen. Zu jeder Zeit waren beide Theile vollkommen angepasst, das heisst: sie waren so weit geschützt, oder so weit genährt, als sie sein mussten, um nicht an Individuenzahl dauernd abzunehmen und also als Arten auszusterben[1]). Das hindert aber durchaus nicht, dass sie ihre schützenden oder erspähenden Eigenschaften nicht hätten steigern können, vielmehr mussten sich unvermeidlicherweise dieselben so lange langsam steigern, als auf beiden Seiten die physische Möglichkeit dazu noch da war. Solange einzelne Vögel vorkamen, die noch ein Wenig

1) Der Einfachheit nehme ich an, dass der Verfolger nur diese eine Beute, der Verfolgte nur diesen einen Feind hat.

schärfer sahen als die Uebrigen bisher gesehen hatten, so lange waren auch noch solche Schmetterlinge im Vortheil vor Ihresgleichen, die die Blattrippen auf ihrem Flügel deutlicher hervorgehoben trugen; von dem Moment aber, in welchem das Maximum der erreichbaren Scharfsichtigkeit wirklich erreicht war, in welchem also alle Schmetterlinge so täuschend dem Blatte glichen, dass auch die scharfsichtigsten unter den Vögeln sie im Sitzen nicht mehr von einem Blatte unterscheiden konnten, musste die weitere Steigerung der Blattähnlichkeit aufhören, denn nun hörte zugleich auch der Vortheil einer solchen Steigerung auf.

Diese gegenseitige Steigerung der Anpassungen scheint mir eines der wichtigsten Momente bei dem ganzen Umwandlungsprocess der Arten gewesen zu sein, sie muss durch lange phylogenetische Arten-Reihen hindurch sich fortgesetzt haben, bei den verschiedensten Thierguppen und den verschiedensten Theilen und Charakteren vorgekommen sein und noch vorkommen.

Bei den oftgenannten grossen Tagfaltern indischer und afrikanischer Wälder, den auch im Text erwähnten Kallima paralecta, inachis und albofasciata ist die Blattzeichnung, „Färbung und Gestalt“ so täuschend ausgebildet, dass Unvorbereitete auch in nächster Nähe ein Blatt zu sehen glauben. Dennoch ist die Aehnlichkeit keine vollsändige, wenigstens habe ich unter etwa 16 Exemplaren, die ich in den Sammlungen von Amsterdam und Leyden musterte, keines gefunden, welches mehr als zwei Seitenrippen auf der einen und mehr als drei auf der andern Seite der Mittelrippe des vermeintlichen

Blattes aufgewiesen hätte, während etwa 6 oder 7 Seitenrippen jederseits hingehört hätten. Die 2—3 Seitenrippen genügen aber so vollständig zur Täuschung, dass man sich nur wundern muss, wie es zu einer relativ so genauen Nachahmung hat kommen können, wie die Scharfsichtigkeit der Vögel eine so hohe werden konnte, dass sie im raschen Flug diese rippenähnlichen Linien überhaupt noch erkannten, oder genauer, dass sie die minder vollständige Uebereinstimmung mit einem Blatt bei Exemplaren mit einer Rippe weniger noch bemerkten. Es ist übrigens sehr möglich, dass der Process der Steigerung in dem Falle von Kallima noch im Gange ist; wenigstens fielen mir ziemlich starke individuelle Unterschiede in der Blattzeichnung auf.

Bei der Steigerung der Länge der Röhrenblumen und der Schmetterlingsrüssel nun liegt das treibende Moment weder in der Blume, noch in dem Schmetterling, sondern in den andern Besuchern der Blume, welche ihr den Honig rauben, ohne ihr den Gegendienst der Fremdbestäubung zu leisten. Kurz gefasst kann man sagen: aus flachen Blumen mit offen liegendem Honig, wie sie als die ältesten angenommen werden müssen, wurden allmählich solche mit tiefer liegendem, geborgenen Honig. Vermuthlich ging auch der ganze Process zunächst von der Blume aus, indem eine Tieferlegung des Honigs den Vortheil hatte, ihn vor Regen zu sichern (Hermann Müller), und eine grössere Menge Honig aufzuspeichern, somit also den Besuch der Insekten zu steigern und überhaupt zu sichern. Sobald dies geschah, begann auch der Züchtungsprocess der In-

sekten-Mundtheile, indem ein Theil derselben ihren Rüssel in dem Masse verlängerte, in welchem der Honig in die Tiefe rückte. Dieser Process musste andauern, denn sobald einmal die blumenbesuchenden Insekten sich in kurzrüsselige und längerrüsselige getheilt hatten, musste bei allen denjenigen Blumenarten eine weitere Steigerung der Blumenröhre eintreten, für welche der gesicherte Besuch weniger Insektenarten vortheilhafter war, d. h. ihre Wechselbefruchtung sicherer vermittelte als der unsichere Besuch zahlreicher verschiedener Arten. Hierin liegt der Grund der weiteren Steigerung, und es leuchtet ja ein, dass die Wechselbefruchtung einer Blumenart um so sicherer durch ein Insekt vermittelt werden wird, je weniger Blumenarten dasselbe besucht und je genauer dasselbe in Grösse, Gestalt, Behaarung, in seiner Art des Eindringens in die Blüthe den Eigenthümlichkeiten derselben angepasst ist. Insekten, welche aus allen möglichen Blumen Honig holen, werden häufig den Pollen nutzlos vergeuden, indem sie ihn in eine ganz andere Pflanzenart hineinbringen, Insekten aber, welchen nur wenige Blumen zugänglich sind, müssen viele Blumen derselben Art hintereinander besuchen, bringen also den Pollen meist an den richtigen Ort.

Die Blumenröhre und der Rüssel der sie befruchtenden Schmetterlinge musste also so lange zunehmen, als es für die Blume noch vortheilhaft war, andere, minder ständige Besucher auszuschliessen und als es für den Schmetterling vortheilhaft war, sich den Alleinbesitz der Blume zu sichern. Der Wettkampf findet also

hier nicht statt zwischen der Blume und dem sie befruchtenden Schmetterling, sondern zwischen diesen Beiden und den übrigen Besuchern der Blume, welche ausgeschlossen werden sollen. Das Nähere über die Vortheile, welche im Ausschluss anderer Besucher für die Blume, im Alleinbesitz der Blume für den Schmetterling liegen, über die vielseitigen und genauen Anpassungen zwischen Blume und Insekt, über die Vor- und Nachtheile, welche die Bergung des Honigs u. s. w. mit sich führen, sehe man bei Hermann Müller[1]) nach, der diese Verhältnisse bis ins Einzelne hinein erörtert und in vortrefflicher Weise klar gelegt hat.

1) Hermann Müller „Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen Beider". Leipzig 1873 p. 434 u. f. Siehe auch die zahlreichen späteren Arbeiten desselben über das gleiche Thema.

3. Anpassungen bei Pflanzen [1]).

Dass Christian Conrad Sprengel der Erste war, der erkannte, dass die Formen und Farben der Blumen keine Zufälligkeiten, „Naturspiele“ oder gar Augenergötzungen für den Menschen bedeuten, sondern dass sie die Wirkung haben, Insekten als Kreuzungsvermittler anzulocken, ist allgemein bekannt. Ebenso, dass diese schon vom Ende des vorigen Jahrhunderts herrührende Entdeckung, welche damals Aufsehen machte, später wieder in Vergessenheit gerieth und erst durch Ch. Darwin's Wiederaufnahme des Problems wieder ans Licht gezogen wurde.

Sprengel hatte in seinem 1793 in Berlin erschienenen Werk: „Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und der Befruchtung der Blumen“ an mehreren hundert Blumen die Eigenthümlichkeiten im Bau und der Färbung der Blumen als berechnet auf Anlockung der Insekten und Befruchtung der Blumen durch Insekten nachgewiesen. Aber erst sein Nachfolger auf diesem Gebiete erschloss auch die Bedeutung dieser Kreuzungsvermittlung der Insekten, indem er zeigte, dass, wenn auch nicht in allen, so doch in vielen Fällen die Absicht der Natur auf Vermeidung der Selbstbefruchtung gerichtet ist, und dass durch Kreuzung kräftigere und zahlreichere Nachkommen entstehen, als durch Selbstbefruchtung (vergl. Darwin „On the fertilisation of Orchids by Insects“ London 1877).

---

1) Zusatz zu p. 9.

Seither haben verschiedene Forscher diese Verhältnisse weiter aufgeklärt, so Kerner, Delpino, Hildebrand; in besonders vielseitiger und durchgreifender Weise aber Hermann Müller, der an der einheimischen Blumenflora durch direkte Beobachtung einerseits feststellte, welche Insekten-Arten die Kreuzungs-Vermittler einer bestimmten Blumenart sind, andrerseits den Bau der Insekten mit dem der Blumen in Zusammenhang betrachtete und die Beziehungen zwischen beiden zu ermitteln suchte. Auf diese Weise gelang es ihm in vielen Fällen, in den Vorgang der Blumengestaltung bis zu einem gewissen Grade einzudringen und bestimmte Insekten als die „unbewussten Züchter“ gewisser Blumenformen nachzuweisen. Er unterscheidet nicht nur die von Fäulnissstoffen liebenden Zweiflüglern hervorgerufenen, widerlich riechenden, meist auch unscheinbaren „Ekelblumen“ von den „Falter- und Schwärmer-Blumen“, sondern auch diese wiederum von den durch Schlupfwespen gezüchteten, von den „Grabwespen-Blumen“ und den eigentlichen Bienenblumen, sondern er glaubt auch in einzelnen Fällen (Viola calcarata) nachweisen zu können, dass eine Blume, die ihre ursprüngliche Gestalt der Züchtung durch Bienen verdankt, später dadurch zu einer Falterblume umgewandelt wurde, dass sie in die alpine Region emporwanderte, in welcher die Falter bei weitem die Bienen an Menge übertreffen.

Wenn auch der Natur der Sache nach manches Hypothetische in den Deutungen mit unterläuft, welche er den einzelnen Theilen der Blume gibt, so ist doch

die grosse Mehrzahl derselben sicherlich richtig und es ist gewiss von grossem Interesse, zu sehen, bis in welche Einzelheiten und „Kleinigkeiten“ hinein die Bau- und Färbungsverhältnisse der Blumen sich als Anpassungen verstehen lassen [1]).

Ueber den Aderverlauf der Blätter und seine Bedeutung für die Funktion des Blattes hat Sachs („Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie“ Leipzig 1882 p. 58 und folgende) sehr einleuchtende Aufklärungen gegeben. Er zeigt, wie die Nervatur des Blattes in jedem einzelnen Fall gerade so beschaffen ist, wie sie sein muss, um ihren Zweck vollständig zu erfüllen. Sie hat zunächst die Aufgabe, die Zu- und Abfuhr der Nährstoffe zu besorgen, weiter aber soll sie die dünn ausgebreitete, assimilirende Chlorophyllschicht gespannt erhalten und „flach ausgebreitet dem Lichte darbieten“; endlich aber wird sie dazu verwendet, das Blatt vor dem Zerreissen zu schützen. In sehr überzeugender Weise wird gezeigt, wie aus diesen drei Principien heraus sich die ganze Mannigfaltigkeit der Blatt-Nervatur verstehen lässt. Auch hier also, wo man früher nur ein verwirrendes Chaos mehr zufälliger Gestaltungen, ein reines Spiel der Natur mit Formen zu sehen glaubte, herrscht Zweckmässigkeit.

---

1) Vergl. Hermann Müller „Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen Beider“. Leipzig 1873 und ausserdem noch viele Aufsätze im „Kosmos“ und andern Zeitschriften.

4. Ueber die behauptete Vererbung erworbener Veränderungen [1]).

Wenn oben gesagt wurde: „Vererbung künstlich erzeugter Krankheiten ist nicht beweisend", so bezieht sich dies auf die einzigen Versuche, welche meines Wissens bis jetzt für die Vererbbarheit erworbener Eigenschaften angeführt werden konnten, auf die Versuche von Brown-Séquard [2]) an Meerschweinchen. Bekanntlich erzeugte derselbe an Meerschweinchen künstlich Epilepsie, indem er gewisse Theile des centralen oder auch des peripherischen Nervensystems durchschnitt. Die Nachkommen dieser mit erworbener Epilepsie behafteten Thiere erbten mitunter die Krankheit der Aeltern.

Die Versuche sind später von Obersteiner [3]) in Wien wiederholt und in sehr präciser und vollkommen objectiver Weise dargestellt worden. An der Thatsache selbst ist nicht zu zweifeln; dass wirklich einzelne Junge künstlich epileptischer Thiere in Folge der Krankheit ihrer Aeltern wieder Epilepsie bekommen haben, darf als

---

1) Zusatz zu p. 21.

2) Brown-Séquard „Researches on epilepsie; its artificial production in animals and its etiology, nature and treatment". Boston 1857. Ausserdem verschiedne Aufsätze im Journal de physiologie de l'homme Bd. I und III 1858 und 1860, und in „Archives de physiologie normale et pathologique" Bd. I—IV, 1868—1872.

3) „Oesterreichische medicinische Jahrbücher" Jahrgang 1875, p. 179.

feststehend angenommen werden, allein meines Erachtens hat man kein Recht, daraus den Schlus zu ziehen, dass erworbene Charaktere vererbt werden können, denn Epilepsie ist kein morphologischer Charakter, sondern eine Krankheit. Von Vererbung eines morphologischen Charakters könnte doch nur dann die Rede sein, wenn hier durch die Nervenverletzung eine bestimmte morphologische Veränderung gesetzt würde, welche zugleich Ursache der Epilepsie wäre, und welche sich bei den Jungen ebenfalls zeigte und auch dort die Krankheitserscheinungen der Epilepsie hervorriefe. Dass es sich aber so verhält, ist nicht nur nicht nachgewiesen, sondern ist sogar in hohem Grade unwahrscheinlich. Nachgewiesen ist nur, dass viele der Jungen solcher künstlich epileptisch gemachter Aeltern klein, schwächlich, marastisch sind, oft bald absterben, dass andere Lähmungserscheinungen an verschiednen Körpertheilen zeigen, an der einen oder an beiden hintern oder auch an den vordern Extremitäten, andere wieder trophische Lähmungen an der Hornhaut des Auges, die zu Entzündung und Vereiterung derselben führen. In ganz seltenen Fällen zeigen die Jungen neben solchen paretischen Erscheinungen auch noch die Neigung, auf einen gewissen Hautreiz hin in jene tonischen und klonischen Krämpfe zu verfallen, verbunden mit Verlust des Bewusstseins, wie sie das Bild des epileptischen Anfalls darstellen. Unter 32 Jungen epileptischer Aeltern waren nur zwei derartige, und beide gingen, „da sie wenig lebensfähig waren“, in kurzer Zeit zu Grunde.

Die Versuche sind ja in jedem Fall höchst interes-

sant, aber man kann doch nicht sagen, dass hier eine bestimmte morphologische Abänderung, welche bei den Aeltern künstlich hervorgerufen wurde, sich auf die Kinder vererbt habe. Nicht der Defekt in dem durchschnittenen Nervenstamm, oder das Fehlen eines herausgeschnittnen Stückes Gehirn vererbt sich. Was sich vererbt, ist vielmehr ein Krankheitsbild, und es fragt sich doch erst, worauf die Entstehung dieser Krankheit im Nachkommen beruht. Das bestimmte Krankheitsbild der Epilepsie überträgt sich aber nicht einmal immer, oder in vielen, sondern nur in sehr wenigen Fällen und auch in diesen nicht rein, sondern vermengt mit andern Krankheitssymptomen. Die Jungen sind entweder ganz gesund — 13 von 30 Fällen —, oder sie sind mit den oben genannten verschiednen Funktionsstörungen des Nervensystems, motorischen und trophischen Lähmungen behaftet, wie sie durchaus gar nicht zur Epilepsie gehören.

Wenn man also den Sachverhalt genau ausdrücken will, so wird man nicht sagen dürfen, die Epilepsie vererbt sich auf die Nachkommen, sondern vielmehr: derartige künstlich epileptisch gemachte Thiere übertragen auf einen Theil ihrer Nachkommen die Anlage zu verschiedenen Nervenkrankheiten, zu motorischen, weniger zu sensibeln, in ausgesprochner Weise aber zu trophischen Nervenlähmungen; in seltneren Fällen, und zwar in solchen, in welchen die Lähmungserscheinungen einen hohen Grad erreicht haben, überträgt sich auch die Epilepsie.

Wenn man nun bedenkt, dass doch schon eine be-

trächtliche Zahl von Krankheiten bekannt ist, welche auf der Anwesenheit eines lebendigen Krankheitserregers im Körper beruhen und welche durch diese Krankheitserreger von einem auf den andern Organismus übertragen werden können, dürfte man da nicht allein schon aus den eben angeführten Thatsachen mit grösserem Recht an einen noch unbekannten Bacillus denken, der seinen Nährboden in der Nervensubstanz hat, als an eine morphologische Aenderung, etwa in der histologischen oder molekülaren Struktur eines bestimmten Hirntheils? Jedenfalls würde sich die Uebertragung einer solchen Strukturänderung auf die Keimzelle schwieriger verstehen lassen als die Uebertragung eines Bacillus durch Eindringen desselben in die älterliche Sperma- oder Eizelle. Für die Möglichkeit des Ersteren liegt noch keine einzige Thatsache vor, Letzteres ist für Syphilis, Blattern und neuerdings auch für Tuberkulose [1]) wahrscheinlich geworden, wenn auch der Bacillus selbst im Ei oder der Samenzelle noch nicht gesehen wurde; für die Muscardine-Krankheit der Seidenraupe ist es aber sicher erwiesen. Jedenfalls lässt sich auf diese Weise verstehen, warum die Jungen verschiedene Formen von Nervenkrankheiten bekommen, was unverständlich bleibt, wenn man annehmen will, es finde hier eine wirkliche Vererbung,

---

1) Auch bei Tuberkulose ist jetzt eine direkte Uebertragung des Krankheits-Erzeugers durch den Keim wahrscheinlich geworden, nachdem bei einem achtmonatlichen Kalbsfotus in den Lungen Tuberkel-Bacillenhaltige Knötchen nachgewiesen wurden, während die Mutter in hohem Grade an Lungen-Tuberkulose litt. Eine Infektion durch die Placentar-Gefässe wäre freilich wohl nicht ganz auszuschliessen. Vergl. „Fortschritte der Medicin" Bd. III, 1885 p. 198.

d. h. eine erbliche Uebertragung eines morphologischen Charakters statt, einer krankhaften Strukturveränderung irgend eines Nervencentrums.

Auch die Art, wie die künstliche Epilepsie nach der Operation sich zeigt, spricht für die infektiöse Natur der Krankheit in diesen Fällen. Einmal folgt Epilepsie nicht blos einer bestimmten Verletzung des Nervensystems nach, sondern den verschiedensten. Brown-Séquard rief sie hervor, indem er ein Stück der grauen Substanz des Gehirns herausschnitt, ferner, indem er das ganze Rückenmark durchschnitt, oder nur die eine Seitenhälfte, oder nur die Hinterstränge desselben, oder nur die Vorderstränge, oder indem er nur einen Stich ins Rückenmark ausführte. Am wirksamsten schienen die Verletzungen des Rückenmarks in der Strecke vom 8. Brust- bis 2. Lendenwirbel zu sein, allein der Erfolg trat auch zuweilen nach der Verletzung jedweden andern Abschnittes ein. Ferner trat Epilepsie ein nach Durchschneidung des Nervus ischiadicus, des Nervus popliteus internus, der hintern Wurzeln für die Nerven des Beins. In allen diesen Fällen entwickelt sich die Krankheit erst im Laufe von Tagen oder Wochen, und erst wenn 6—8 Wochen nach der Operation vergangen sind, ohne dass ein Anfall aufgetreten ist, kann man nach Brown-Séquard sicher sein, dass die Operation erfolglos war. Obersteiner sah stets erst „einige Tage nach der Durchschneidung eines Nervus ischiadicus“ die ersten Symptome einer beginnenden Erkrankung einsetzen: „an einer gewissen Parthie des Kopfes und Halses, auf der Seite der Operation nimmt die Empfind-

lichkeit ab"; „kneift man das Thier an dieser, Zone epileptogène genannten Gegend, so krümmt es sich nach der Seite der Verletzung, und es erfolgen einige heftige Kratzbewegungen mit dem Hinterbein derselben Seite; wartet man wieder einige Tage, mitunter mehrere Wochen, so wird nach Kneifen in der Zone mit diesen Kratzbewegungen ein vollständiger epileptischer Anfall eingeleitet". Die Veränderung, welche die Durchschneidung an dem Nervenstamm verursacht, ist also offenbar nicht die direkte Ursache der Epilepsie, sondern nur die Einleitung zu einem Krankheitsprocess, der sich vom Nerven aus centripetalwärts fortsetzt nach irgend einem wie es scheint in der Pons und im verlängerten Mark, nach Andern [1]) in der Hirnrinde gelegenen Centrum. Nach der Ansicht Nothnagel's [2]) müssen in jenem Centrum gewisse, ihrem Wesen nach noch völlig unbekannte, vielleicht histologische, vielleicht auch nur „molekülare" Veränderungen hervorgerufen werden, welche eine funktionelle Veränderung, nämlich eine erhöhte Irritabilität der dort liegenden grauen Nervencentren, hervorrufen.

Nothnagel selbst hält es für „möglich, ja für wahrscheinlich", dass in den Fällen, in welchen Epilepsie auf Nervendurchschneidung folgte, eine Neuritis ascendens

1) Vergl. Unverricht „Experimentelle und klinische Untersuchungen über die Epilepsie". Berlin 1883. In Bezug auf die Frage der Vererbung ist es gleichgültig, an welchem Punkte des Gehirns das epileptische Centrum liegt.

2) Vergl. Ziemssen's Handbuch der spec. Pathologie und Therapie Bd. XII, 2. Hälfte; Artikel: „Epilepsie und Eklampsie". Leipzig 1877.

d. h. also eine am Nerven sich hinaufziehende Entzündung die Ursache der centralen Veränderungen sei. Nach dem, was wir heute von Bakterien und den durch sie erzeugten Krankheitsprocessen wissen, fände wohl die oben geäusserte Vermuthung, dass es sich in diesen Fällen um eine Infektionskrankheit handelt, in dieser von Nothnagel angenommenen Neuritis ascendens eine nicht unwesentliche Stütze. Nimmt man aber noch hinzu, dass die Nachkommen solcher künstlich epileptischen Thiere selbst wieder epileptisch werden können, in den meisten Fällen aber überhaupt nur nervenkrank werden, bald in diesem bald in jenem Theil, bald mehr lokal, bald ganz allgemein (Marasmus in Folge trophischer Nervenstörungen), so wüsste ich wahrlich nicht, in welch' anderer Weise man ein Verständniss dieser Thatsachen gewinnen wollte, als durch die Annahme, dass es sich in diesen Fällen traumatischer Epilepsie -- wenn ich so sagen darf — um eine Infektionskrankheit handelt, angeregt durch Mikrobien, deren Nährboden die Nervensubstanz ist und deren erbliche Uebertragung auf ihrem Eindringen in die Eizelle und in das Spermatozoon beruht.

Obersteiner fand, dass die Jungen häufiger krank waren, wenn die Mutter, als wenn der Vater epileptisch war. Die Eizelle ist eben dem Samenfaden tausendmal an Masse überlegen, wird also auch häufiger von Mikrobien inficirt werden und zahlreichere enthalten können.

Es versteht sich, dass damit nicht gesagt sein soll, dass jede Epilepsie auf Infektion, oder auf der Anwesenheit von Mikrobien im Nervensystem beruhen müsse. Westphal erzeugte Epilepsie, indem er den Meer-

schweinchen einen oder mehrere starke Schläge auf den Kopf versetzte, und hier trat der epileptische Anfall sofort ein und wiederholte sich später von selbst wieder. Von Mikrobien kann also hier keine Rede sein, die Erschütterung muss vielmehr hier dieselben morphologischen und funktionellen Veränderungen in den Centren des Pons und der Medulla oblongata hervorgerufen haben, wie sie in jenen andern Fällen durch das Eindringen von Mikrobien hervorgerufen wurden. Nothnagel sagt auch in Uebereinstimmung damit ausdrücklich: „Wahrscheinlich liegt der Epilepsie überhaupt nicht eine gleichmässige, stets wiederkehrende histologische Veränderung zu Grunde; vielmehr möchten verschiedenartige anatomische Alterationen den sie bildenden Symptomenkomplex hervorrufen können, vorausgesetzt, dass diese Alterationen immer die gleichen (anatomisch und auch physiologisch gleichwertigen) Partien in Brücke und verlängertem Marke betreffen" (a. a. O. p. 269). Wie ein sensibler Nerv durch verschiedene Reizungen als Druck, Entzündung, Malaria-Infection zu derselben Reaktion, zu Schmerz veranlasst wird, so könnten auch jene Nervencentren durch verschiedene Reize zu Auslösungen jener Krampf-Anfälle und ihren weiteren Folgen veranlasst werden, die wir Epilepsie nennen. Solche Reize wäre bei den Westphal'schen Fällen starke mechanische Erschütterung, bei den Brown-Séquard'schen das Eindringen von Microbien.

Mag nun diese Ansicht richtig sein oder nicht, in keinem Fall wird man sich irgend eine Vorstellung davon machen können, wie es möglich sein soll, dass eine

morphologische, erworbene Abänderung, die nicht grob anatomisch, ja wahrscheinlich auch nicht histologisch, sondern die rein molekülarer Art ist, sich derart auf die Keimzellen des betreffenden Individuums übertragen sollte, um dort eine Veränderung in der feinsten Molekülarstruktur des Keimplasma's zu veranlassen, und zwar eine solche, die zur Folge hat, dass diese Keimzelle, wenn sie befruchtet wird und sich zum neuen Thier aufbaut, zu der nämlichen epileptogenen Molekülarstruktur jener Nerven-Elemente in dem grauen Kern des Pons und der Medulla oblongata führte, wie sie die Aeltern erworben hatten! Wie sollte das geschehen? Was sollte überhaupt in die Ei- oder Samenzelle hineingeführt werden, damit sie die betreffende Veränderung erlitte? Darwin'sche „Keimchen" vielleicht? aber diese repräsentiren ein jedes eine Zelle; hier aber haben wir es nur mit Molekülen oder Molekülgruppen zu thun, man müsste also für jede Molekülgruppe ein besonderes Keimchen annehmen und somit die ohnehin schon unendliche Zahl der Keimchen noch um etliche Milliarden vermehrt denken! Aber gesetzt selbst, die Theorie der Pangenesis sei richtig, es cirkulirten wirklich „Keimchen" im Körper und unter ihnen auch solche von jenen erkrankten Gehirnelementen, und auch von Letzteren gelangte ein Theil in die Keimzellen des Thieres, zu welch' abenteuerlichen Vorstellungen führte die weitere Verfolgung dieser Idee. Welch' umfassbare Menge von Keimchen müssten sich da in einem einzigen Samenfaden zusammenfinden, wenn jedes Molekül oder jede Molekülgruppe (Micell) des ganzen Körpers, welche zu irgend

einer Periode der Ontogenese an ihm Theil genommen hatte, nun auch in der Keimzelle durch ein Keimchen vertreten sein müsste! Und doch wäre dies die unvermeidliche Consequenz der Annahme, dass erworbene Molekülarzustände bestimmter Zellgruppen sich vererben könnten. Nur mittelst einer Evolutionstheorie — und die Pangenesis Darwin's ist nichts Anderes — könnte dies theoretisch verständlich gemacht werden, d. h. durch die Annahme, dass die einzelnen Theile und Entwicklungszustände des Körpers als besondere Stückchen Materie schon im Keim enthalten wären, als Anlagen, die den betreffenden Theil und den betreffenden Zustand des Theils aus sich hervorgehen liessen, wenn die Reihe sich zu entwickeln an sie gekommen wäre.

Ich will nur kurz darauf hinweisen, in welche unlösbare Widersprüche man durch eine solche Theorie verwickelt würde. Ein und derselbe Körpertheil müsste durch eine Vielheit von Keimchen in Ei- oder Spermazelle vertreten sein, die den verschiedenen Entwicklungsstufen desselben entsprächen. Denn wenn Keimchen von jedem Theil des Körpers abgegeben werden, die diesen Theil, so wie er gerade augenblicklich ist, später beim Aufbau des jungen Thieres wieder bilden können, so müssen besondere Keimchen für jede Entwicklungsstufe abgegeben werden, wie dies Darwin in seiner „provisorischen Hypothese" der Pangenesis auch ganz folgerichtig annimmt. Nun ist aber doch die Ontogenese eines jeden Theils ein Continuum und setzt sich in Wahrheit nicht aus getrennten Stufen

zusammen, sondern diese „Stufen“ sind von uns in den kontinuirlichen Gang der Ontogenese hineingetragen! Wir bilden hier wie überall in der Natur künstliche Abtheilungen, um uns dadurch den Ueberblick möglich zu machen und feste Punkte zu gewinnen inmitten des ununterbrochenen Formenflusses. Wie wir Arten im Verlauf der Phylogenese unterscheiden, während doch in Wahrheit nur allmähliche Umwandlungen ohne scharfe Grenzlinien stattgefunden haben, so sprechen wir auch von Stadien in der Ontogenese, während doch nie zu sagen ist, wann die eine Entwicklungsstufe aufhört und die folgende anfängt. Diese einzelnen „Stufen“ aber sich im Keim als besondere „Anlagen“ zu denken, scheint mir doch eine etwas kindliche Vorstellung zu sein, ähnlich derjenigen, welche den jugendlichen Schädel des heiligen Laurentius in Madrid, den erwachsenen in Rom aufbewahrt sein lässt.

Zu solchen Vorstellungen aber wird man nothwendig getrieben, wenn man die Vererbung erworbener Eigenschaften annimmt. Und doch gibt eine Evolutionstheorie allein noch die Möglichkeit, eine Erklärung zu versuchen; eine epigenetische Theorie kann daran gar nicht denken. Nach einer solchen enthält der Keim keine vorgebildeten Anlagen, sondern er ist in seiner Gesammtheit so beschaffen, seiner chemischen und molekülaren Zusammensetzung nach, dass unter bestimmten Verhältnissen aus ihm ein bestimmter zweiter Zustand hervorgeht — ich will z. B. sagen: die zwei ersten Furchungszellen —; diese sind wiederum so beschaffen, dass aus

ihnen nur ein ganz bestimmter dritter Zustand hervorgehen kann — die vier ersten Furchungszellen, und zwar die einer ganz bestimmten Species und eines ganz bestimmten Individuums. Aus dem dritten Zustand folgt der vierte u. s. w., — und so entsteht schliesslich ein ausgebildeter Embryo und noch später ein erwachsenes geschlechtsreifes Thier. Keiner seiner Theile war im Ei, aus dem es sich entwickelt hat, als besondere Anlage, als materielles, noch so kleines Theilchen vorhanden; die Hauptmasse der Materie, aus der das Thier besteht, ist ja überhaupt erst während seines Wachthums hinzugekommen. Wenn also in irgend einem Organ des fertigen Thieres eine ererbte Besonderheit sich einstellt, so ist dieselbe Folge der vorangehenden Entwicklungszustände, und wenn wir im Stande wären, bis zur Molekülarstruktur hinab alle diese aus einander hervorgegangenen Zustände rückwärts bis zur Eizelle hinab zu durchschauen, so würden wir auch in dieser irgend eine minimale Differenz in der Molekülarstructur finden, die sie von den übrigen Eizellen derselben Art unterscheidet und die die Ursache ist, weshalb auf einer viel späteren Stufe der Entwicklung jene Besonderheit sich einstellt. Nur auf diese Weise könnten wir uns die Ursache der individuellen Unterschiede und also auch der individuellen erblichen Krankheits-Anlagen vorstellen. Die angeborene erbliche Epilepsie, falls sie nicht auch, wie vermuthlich die erworbene, auf Mikrobien beruht, würde in dieser Weise aufzufassen sein.

Nun fragt es sich aber, wie man sich vorstellen könne, dass traumatische, also erworbene Epilepsie sich

den Keimzellen mittheilen könne! Offenbar fehlt dazu auf Grundlage der eben dargelegten epigenetischen Entwicklungstheorie jede Möglichkeit! Denn auf welche Weise sollte die Keimzelle von der in der Pons Varolii und der Medulla oblongata eingetretenen Molekülar-Umstimmung, oder wenn man lieber will: histologischen Veränderung betroffen werden? Und nehmen wir selbst einen Augenblick an, trophische Nerveneinflüsse vermöchten vom Gehirn her einen Einfluss auf die Keimzellen auszuüben, und dieser könnte noch in etwas Anderm bestehen als in besserer oder schlechterer Ernährung, er vermöchte auch das Keimplasma in seiner sonst so unerschütterlichen Molekülarstruktur zu verändern, wie sollte man sich vorstellen, dass diese Veränderung nun gerade in dem Sinne erfolgte, wie es nöthig wäre, um dem Idioplasma die Molekülarstruktur der ersten ontogenetischen Stufe eines Epileptiker-Idioplasma's zu geben? Wie sollte nun die letzte ontogenetische Stufe der Epileptiker-Ganglienzellen (wie sie in der Pons des epileptischen Thieres ihren Sitz haben) dem Keimzellen-Idioplasma desselben Thieres diejenige Veränderung seiner Molekülarstruktur aufprägen können, durch welche es zum Epileptiker-Keimplasma wird? nicht etwa dadurch, dass etwas hinzugefügt würde — die Epigenesis kennt keine „Anlagen“ in der Form vorgebildeter materieller Besonderheiten —, sondern so, dass die Gesammtmasse des Keim-Idioplasma's, um ein Minimum in seiner Molekülarstruktur verändert würde. Mit vollkommenem Recht betont Nägeli, dass nur das feste Protoplasma Träger erblicher Anlagen sein kann, nicht das flüssige,

d. h. in Lösung übergegangene. Dafür liefert die Thatsache den unzweifelhaften Beweis, dass der Antheil von materieller Substanz, welchen der Vater zum Aufbau des Kindes liefert, fast bei allen Thieren ein ungleich geringerer ist als der der Mutter, ja bei den Säugethieren vielleicht nur etwa den „Hundertbillionsten Theil" vom Antheil der Mutter beträgt, und dass trotzdem die Vererbungsintensität auf Seiten des Vaters ebenso gross ist als auf der der Mutter[1]). In unserm Fall nun kann — vom Standpunkt der Epigenese aus — kein Gehirn-Molekül des epileptischen Thieres zu den Keimzellen in anderer als gelöster Form gelangen; es kann also auch kein direkter Zuwachs an Idioplasma ihnen zugeführt werden, ganz abgesehen davon, dass in den epileptisch veränderten Gehirnzellen oder -Fasern das letzte Stadium der epileptischen Anlage, in den Keimzellen dagegen das erste enthalten sein muss, dass also ein solcher Zuwachs nicht einmal etwas nützen könnte! Man darf bestimmt aussprechen, dass eine andere als höchstens blos nutritive Beeinflussung der Keimzellen unter der Voraussetzung der Epigenese unmöglich ist. Eine nutritive Beeinflussung könnte, denkbarerweise, durch Veränderungen in dem trophischen Einfluss des Nervensystems auf die Geschlechtsorgane eintreten, allein durch blosse Ernährungsdifferenzen kann die Struktur des Idioplasma's nicht geändert werden, jedenfalls nicht in dem bestimmten Sinn, in dem es hier verändert werden müsste.

Die Vererbung künstlich erzeugter Epilepsie liesse

1) Vergl. Nägeli, a. a. O. p. 110.

sich deshalb weder auf der Grundlage der epigenetischen Entwicklungstheorie erklären, noch auf der der evolutionistischen; sie ist nur zu verstehen unter der Annahme, dass (in diesen Fällen mindestens) die Epilepsie auf der Einschleppung und Anwesenheit von lebendigen Krankheitserregern, von Mikrobien, beruht. Bis jetzt war die Vererbung künstlich erzeugter Krankheiten, eben der Epilepsie, die einzige sichere Thatsache, welche für die Vererbung erworbener Eigenschaften angeführt werden konnte. Ich glaube gezeigt zu haben, dass diese Stütze eine trügerische ist, nicht weil die Thatsache der Uebertragung der Krankheit unsicher wäre, sondern weil sie nicht auf Vererbung beruhen kann, sondern auf Ansteckung des Keimes beruhen muss.

Es ist mir überhaupt, seitdem ich die Vererbung erworbener Eigenschaften angezweifelt habe, kein Fall entgegengehalten worden, der meine Ansicht zu erschüttern im Stande gewesen wäre, wohl aber manche, bei welchen, wie in dem der künstlich erzeugten Epilepsie, zwar die Vererbung feststand, ohne dass es sich aber dabei um einen in Wahrheit erworbenen Charakter gehandelt hätte. So theilte mir Fritz Müller noch kürzlich einen Fall mit, welchen er selbst als „einen kaum anfechtbaren Fall von Vererbung erworbener Eigenschaften“ auffasste. Die Beobachtung ist in mehrfacher Beziehung so interessant, dass ich sie hier mittheilen möchte. In dem betreffenden Brief heisst es: „Unter den Beständen zweier Abutilon-Arten, an denen ich nie, weder vorher, noch nachher sechsblättrige Blu-

men gesehen habe, war eine Pflanze, die einige wenige sechsblättrige Blumen trug. Da diese Blumen mit Blüthenstaub derselben Pflanze unfruchtbar sind, musste ich, um Samen einer solchen sechsblättrigen Blume zu erhalten, dieselbe mit Blüthenstaub einer anderen Pflanze befruchten, die nur fünfblättrige Blumen trug. An einer so erhaltenen Tochterpflanze der sechsblättrigen Mutter und des fünfblättrigen Vaters untersuchte ich nun drei Wochen lang alle Blumen; es waren 145 fünfblättrige, 103 sechsblättrige und 13 siebenblättrige! Während derselben Zeit wurden die Blumen einer anderen, von denselben beiden Eltern, aber von zwei fünfblättrigen Blumen stammenden Pflanze untersucht; es waren 454 fünf- und 6 sechsblättrige, also nur 1,3 % der letzteren".

Gewiss wird man zugeben müssen, dass die grosse Zahl der abnormen sechsblättrigen Blüthen bei der ersten der beiden Tochterpflanzen auf Vererbung beruhen muss. Allein die Sechsblättrigkeit ist keine erworbene, sondern nur eine neu auftretende Eigenschaft, sie ist nicht die Reaktion des pflanzlichen Organismus auf äussere Reize, sondern zeigte sich bei Pflanzen, die unter denselben äusseren Bedingungen standen wie die übrigen Abutilon-Pflanzen, die nur normale fünfblättrige Blüthen trugen. Sie muss also aus der anererbten Anlage der Pflanze selbst hervorgegangen sein, sei es durch eine spontane Aenderung des Idioplasma's derselben, sei es dadurch, dass in dieser Pflanze grade älterliche Keimplasmen zusammentrafen, deren Combinirung im Tochter-Organismus zu scheinbar oder zu wirklich neuen Cha-

rakteren führen musste. Wir wissen ja, dass das Keimplasma eines jeden Individuums nichts Einfaches ist, sondern ein sehr Zusammengesetztes; es besteht aus einer Anzahl von Vorfahren-Keimplasmen, die in sehr verschiedener Proportion darin vertreten sind. Obgleich wir nun über die Wachsthumsvorgänge des Keimplasma's und der aus ihm hervorgehenden ontogenetischen Idioplasma-Stufen direkt Nichts erfahren können, so wissen wir doch, vornämlich aus den Erfahrungen am Menschen, dass die Merkmale der Vorfahren in sehr verschiedenen Combinationen und in sehr verschiedener Stärke bei den Kindern auftreten. Dies lässt sich etwa durch die Annahme erklären, dass durch die Vereinigung der älterlichen Keimplasmen bei der Befruchtung die in ihnen enthaltenen verschiedenen Vorfahren-Idioplasmen in verschiedener Weise zusammentreffen, sich verbinden und dadurch zu verschieden starkem Wachsthum gelangen. Gleiche Vorfahren-Idioplasmen werden durch ihr Zusammentreffen zur doppelten Wirkung gelangen, entgegengesetzte werden sich aufheben, und zwischen diesen beiden Extremen werden viele Zwischenstufen möglich sein. Diese Combinationen werden aber nicht nur im Momente der Befruchtung eintreten, sondern auch während der ganzen Ontogenese, auf jeder Stufe derselben, denn jede Stufe hat ein aus Vorfahren-Idioplasma zusammengesetztes Idioplasma.

Wir sind noch nicht weit genug, um im Einzelnen nachweisen zu können, wieso aus solcher Combinirung verschiedenartiger Idioplasmen wirklich neue Charaktere hervorgehen können, aber doch scheint mir diese

Auffassung z. B. der Knospen-Variation die bei weitem natürlichste zu sein. Ein Fall ist auch bekannt, in welchem sich bis zu einem gewissen Punkt einsehen lässt, wie ein neuer Charakter auf diese Weise entstehen kann. Es gibt Kanarienvögel mit Federbüschen auf dem Kopf, paart man aber zwei solcher Vögel miteinander, so werden diese, anstatt besonders schöne Federbüsche zu bekommen, meist kahlköpfig[1]). Die Bildung des Federbusches beruht darauf, dass die Federn hier sparsamer stehen, und ein Streif der Haut des Kopfes überhaupt frei von Federn ist. Summirt sich nun diese sparsame Befiederung von beiden Aeltern her, so entsteht Kahlköpfigkeit, ein Charakter, der in der Vorfahrenreihe der heutigen Kanarienvögel wohl kaum je vorgekommen ist.

Worauf es nun beruht, wenn ein Blumenblatt mehr in einer Blume gebildet wird, wissen wir nicht, so wenig, als wir einsehen können, aus welchen Ursachen der eine Seestern fünf, der andere sechs Arme hat; in die Mysterien des Aufeinanderwirkens der zwei älterlichen Keimplasmen mit ihrer Unzahl von Vorfahren-Idioplasma erster, zweiter bis xter Ordnung können wir im Einzelnen nicht eindringen, wir können aber trotzdem mit Bestimmtheit im Allgemeinen sagen, dass derartige Abweichungen das Resultat dieses verwickelten Kampfes der Idioplasmen in dem sich aufbauenden Organismus ist, nicht aber das Resultat äusserer Einwirkungen.

Wenn aber von erworbenen Charakteren gespro-

1) Siehe: Darwin „Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustand dnr Domestikation“. Stuttgart 1873.

chen wird und zwar in Bezug auf die Frage von der Umgestaltung der Arten, so können damit nur diejenigen Veränderungen gemeint sein, welche eben nicht von innen heraus entstanden sind, sondern als Reaktion des Organismus auf äussere Einflüsse, vor Allem als Folge vermehrten oder verminderten Gebrauchs eines Theils oder Organs. Denn es handelt sich darum, zu erfahren, ob veränderte Lebensbedingungen, indem sie das Thier zu neuen Gewohnheiten zwingen, dadurch allein schon den Organismus direkt umzugestalten vermögen, oder ob die Wirkungen des vermehrten oder verminderten Gebrauchs auf das einzelne Individuum beschränkt bleiben und eine Umgestaltung der Art durch sie auf direktem Wege nicht möglich ist.

Der von Fritz Müller beobachtete Fall ist aber noch in einer andern Beziehung von Interesse. Er scheint nämlich gegen meine Auffassung von der Vererbung zu sprechen, gegen die „Continuität des Keimplasma's". Wenn eine einzelne Blume spezielle Abänderungen auf ihre Nachkommen übertragen kann, welche doch ihre Vorfahren nicht besessen haben, so liegt der Schluss nahe, dass hier nicht das Keimplasma der Aeltern in die Keimzellen der betreffenden Blume gelangt und dort die weiblichen Keimzellen gebildet haben könnten, sondern dass in der Blume neues Keimplasma entstanden sei. Denn die neuen Eigenschaften stammen ja eben von dieser Blume und nicht von den Aeltern. Allein die Sache lässt sich doch auch anders auffassen. Ein Abutilon-Busch mit vielen Hundert Blumen ist keine einfache Person, sondern ein Stock mit

vielen Personen, deren einzelne **durch Knospung** entstanden sind und zwar von dem ersten, aus dem Samen entwickelten Individuum.

Ich habe bisher die Knospung noch nicht in den Bereich meiner theoretischen Erörterungen gezogen, es leuchtet aber ein, dass ich von meinem Standpunkte aus sie durch die Annahme verständlich machen muss, dass in knospenden Individuen nicht nur **unverändertes** Idioplasma der ersten ontogenetischen Stufe (Keimplasma), sondern auch soweit **verändertes** enthalten ist, als es dem veränderten Bau der wurzellosen, auf dem Stamm oder den Aesten entspringenden Sprosse entspricht. Die Veränderung wird nur eine geringe sein, vielleicht sogar nur eine ganz unbedeutende, insofern es denkbar ist, dass die Hauptabweichungen der sekundären Sprosse von der primären Pflanze grossentheils von den veränderten Bedingungen abhängen könnten, unter welchen sie sich entwickeln — nicht frei in der Erde, sondern im Pflanzengewebe. So wird man sich vorstellen dürfen, dass solches Idioplasma, wenn es zu einem Blüthenspross auswächst, zugleich diesem und den in ihm sich entwickelnden Keimzellen den Ursprung gibt. Damit aber ist das Verständniss der von **Fritz Müller** angeführten Beobachtung angebahnt, denn wenn der ganze Spross, der die Blüthe treibt, aus demselben specifischen Idioplasma hervorgeht, von dem ein Theil auch seine Keimzellen bildet, dann erklärt es sich, warum diese Keimzellen dieselben Vererbungstendenzen enthalten, die auch bei der betreffenden Blume zum Ausdruck gekommen sind. Dass aber überhaupt an

einem einzelnen Spross Abweichungen vorkommen können, das beruht wieder auf den oben auseinandergesetzten, im Laufe des Wachsthums eintretenden Verschiebungen in der Zusammensetzung des Idioplasma's, in dem verschiedenen Mengenverhältniss, in welchem die verschiedenen Vorfahren-Idioplasmen in ihm enthalten sein können.

Gerade in der Fritz Müller'schen Beobachtung liegt eine schöne Bestätigung dieser Anschauung. Wäre es nämlich die einzelne Blume, welche ihre Sechsblättrigkeit auf das Plasma ihrer Keimzellen übertrüge, dann verstünde man nicht, warum in dem Gegenversuch, bei der Kreuzung fünfblättriger mit fünfblättriger Blume doch auch einige sechsblättrige Blumen zum Vorschein kamen, die doch sonst zu den grössten Seltenheiten gehören. Eine Erklärung dafür liegt nur in der Annahme, dass das in der Mutterpflanze enthaltene Keimplasma während seines Wachsthums und seiner Verbreitung durch alle Aeste und Sprosse des Stocks an vielen Stellen zu einer solchen Combination sich zusammengeordnet hatte, welche überall da, wo sie allein dominirte, zur Bildung sechsblättriger Blumen führen musste. Ich will dabei gar nicht untersuchen, ob diese Combination etwa als Rückschlag aufgefasst werden kann, oder ob sie ein Novum darstellt. Das ist gleichgültig, aber die sechsblättrigen Blumen des Gegenversuchs beweisen meines Erachtens, dass derartig kombinirtes Keimplasma in der Mutterpflanze verbreitet war und auch in solchen Sprossen vorkam, welche keine sechsblättrigen Blumen hervorbrachten.

5. Zur Entstehung der Jungfernzeugung[1]).

Die Umwandlung der Wechselfortpflanzung (Heterogonie) zu reiner Jungfernzeugung (Parthenogenese) erfolgte offenbar nicht blos aus den im Text erwähnten Motiven, vielmehr spielen dabei noch verschiedene Umstände mit. Auch kann reine Parthenogenese ohne die dauernde Zwischenstufe der Wechselfortpflanzung zu Stande kommen. So ist z. B. die reine und ausschliessliche Jungfernzeugung, mittelst welcher sich der grosse blattfüssige Kiemenfuss (Apus) an den meisten seiner Wohnplätze vermehrt, nicht durch Ausfall ehemaliger Geschlechtsgenerationen entstanden, sondern vielmehr einfach durch Wegfall der Männchen und gleichzeitiger Erwerbung der Fähigkeit der Weibchen, Eier hervorzubringen, die der Befruchtung nicht bedürfen. Wir sehen dies daraus, dass in diesem Falle hier und dort noch Kolonien vorkommen, in denen auch Männchen enthalten sind, oft sogar in bedeutender Zahl, wir würden es aber auch, ohne davon Kenntniss zu haben, daraus schliessen dürfen, dass der Kiefenfuss nur e i n e Form von Eiern hervorbringt, nämlich hartschalige Dauereier. Ueberall aber, wo die Parthenogenese zuerst im Wechsel mit geschlechtlicher Fortpflanzung eingeführt wurde, werden

1) Zusatz zu p. 57.

die Dauereier von der Geschlechtsgeneration hervorgebracht, während die Jungferngenerationen dünnschalige Eier erzeugen, deren Embryo sofort ausschlüpft. Darauf beruht es eben, dass die Parthenogenese zu einer sehr raschen Vermehrung der Kolonie führt. Bei dem Kiefenfuss wird diese Vermehrung der Individuenzahl auf ganz anderem Wege erzielt, nämlich dadurch, dass jedes Thier Weibchen ist, schon sehr früh anfängt Eier hervorzubringen und damit in steigender Fruchtbarkeit bis zu seinem Tode fortfährt. Dadurch sammelt sich eine so ungeheure Zahl von Eiern auf dem Boden der Pfütze an, die die Kolonie bewohnt, dass nach der Austrocknung, bei der nächsten Füllung der Lache mit Wasser trotz vielfacher Zerstörung und Verschwemmung von Eiern doch immer noch eine grosse Zahl übrig bleibt, um einer zahlreichen Kolonie den Ursprung zu geben.

Diese Form der parthenogenetischen Fortpflanzung ist für solche Fälle besonders passend, in denen die Art wirkliche vom Wetter völlig abhängige Regenpfützen bewohnt, die jeden Augenblick wieder verschwinden können. Hier ist die Zeit, während deren die Kolonie leben kann, oft eine so kurze, dass sie nicht genügen würde, um mehrere Generationen durch Sommer- oder Subitan-Eier auseinander hervorgehen zu lassen; ehe noch die parthenogenetischen Generationen abgelaufen wären, müssten alle durch plötzliches Austrocknen der Pfütze zu Grunde gehen, und die Kolonie wäre damit ausgestorben, denn die geschlechtliche Generation war noch nicht aufgetreten, Dauereier also noch nicht gebildet.

Man sollte nun danach denken, dass solche Crusta-

ceen, welche, wie die Daphniden, sich durch diesen Modus der Wechselfortpflanzung entwickeln, in ganz ephemeren Wasser-Ansammlungen überhaupt sich nicht halten könnten. Allein die Natur hat auch hier einen Weg der Anpassung gefunden. Wie ich früher gezeigt habe [1]), sind solche Daphniden-Arten, welche kleine Pfützen bewohnen, so regulirt, dass sie zwar auch zuerst durch Jungfernzeugung sich vermehren und dann erst auf geschlechtlichem Wege und durch Dauereier, aber nur die erste, aus den Dauereiern geschlüpfte Generation besteht rein nur aus Jungfernweibchen; schon die zweite enthält zahlreiche Geschlechtsthiere, so dass also bei der raschen Entwicklung der Thiere schon wenige Tage nach Gründung der Kolonie, d. h. nach dem Ausschlüpfen der ersten Generation, Dauereier gebildet und abgelegt werden, und damit der Fortbestand der Kolonie gesichert ist.

Aber auch bei den Daphniden kann die Wechsel-Fortpflanzung in reine Parthenogenese übergehen, und zwar durch Ausfall der Geschlechtsgenerationen. Bei einigen Bosmina- und Chydorus-Arten scheint dies eingetreten zu sein, wenn vielleicht auch nur an solchen Kolonien, deren Bestand das ganze Jahr hindurch gesichert ist, also bei Seebewohnern und den Bewohnern nie zufrierender Wasserleitungen und Brunnen. Aber auch bei den Insekten ist bei einigen Arten (Chermes abietis) reine Parthenogenese auf ähnliche Weise entstanden, nämlich durch Ausfall der Männchen bei der zweiten Generation.

---

1) Weismann, Naturgeschichte der Daphnoiden, Zeitschrift f. wiss. Zool. XXIII, 1879.

Keineswegs in allen Fällen liegen aber die Nützlichkeits-Motive, welche wir als Ursache eingetretener Parthenogenese ansehen dürfen, so klar vor. Manchmal hat es den Anschein, als herrsche dabei die vollste Willkür. So besonders bei der Parthenogenese der Muschelkrebse (Ostracoden). Hier pflanzt sich die eine Art rein nur durch Jungfernzeugung fort, die andere nur auf geschlechtlichem Wege, und eine dritte wechselt mit beiden Fortpflanzungsarten ab. Und doch stehen sich diese Arten alle sehr nahe, leben häufig miteinander an denselben Orten und scheinbar auch auf die gleiche Weise. Es ist aber dabei doch nicht zu vergessen, dass wir in die Einzelheiten des Lebens so kleiner Thiere nur mit grosser Schwierigkeit einigermassen eindringen können, und dass da, wo für unsern Blick ganz gleiche Lebensverhältnisse vorliegen, dennoch tiefgreifende Unterschiede in Ernährung, Gewohnheiten, Feinden und Widerstandsmittel gegen Feinde, Angriffsmittel gegen Opfer bestehen können, die zwei am gleichen Orte lebende Arten doch auf eine ganz andere Existenz-Basis stellen. Dies kann nicht nur der Fall sein, sondern dies muss sogar meist so sein, sonst würden die Arten nicht auseinandergewichen sein.

Dass aber selbst bei ganz gleichen Lebensgewohnheiten, wie sie ja verschiedenen Kolonien ein und derselben Art zukommen, Verschiedenheit in der Fortpflanzungsweise vorkommt, kann entweder darauf beruhen, dass diese Kolonien unter verschiedenen äusseren Bedingungen leben, wie bei den oben erwähnten Daphniden Bosmina und Chydorus, oder aber darin, dass der Ueber-

gang von der geschlechtlichen Fortpflanzung zur Parthenogenese nicht in allen Kolonien der Art sich mit gleicher Leichtigkeit und Schnelligkeit vollzieht. Solange in einer Apus-Kolonie immer noch Männchen auftreten, wird die sexuelle Fortpflanzung nicht ganz schwinden können. Wenn wir nun auch die Ursachen, welche das Geschlecht bestimmen, noch durchaus nicht mit Sicherheit bezeichnen können, so darf doch behauptet werden, dass sie in zwei weit von einander getrennten Kolonien verschieden sein können. Sobald aber einmal Parthenogenese ein Vortheil für die Art ist, und ihre Existenz besser sichert als geschlechtliche Fortpflanzung, werden nicht nur solche Kolonien im Vortheil sein, welche weniger Männchen hervorbringen, sondern innerhalb der zweigeschlechtlichen Kolonien müssen auch solche Weibchen im Vortheil sein, deren Eier entwicklungsfähig sind, ohne dass eine Begattung vorhergegangen ist. Bei der Minderzahl der Männchen sind die anderen Weibchen nicht mehr sicher, der Befruchtung theilhaftig zu werden und entwicklungsfähige Eier abzulegen. Mit andern Worten: sobald überhaupt unter solchen Umständen Weibchen vorkommen, deren Eier von sich allein aus entwicklungsfähig sind, so bald muss auch die Entwicklungstendenz auf Beseitigung der geschlechtlichen Fortpflanzung gerichtet sein. Es scheint aber, dass wenigstens im Thierkreis der Gliederthiere die Fähigkeit, parthenogenetische Eier hervorzubringen, weit verbreitet ist.

6. Die Vererbungstheorie von Brooks [1]).

Die einzige Theorie der geschlechtlichen Forpflanzung, welche wenigstens in einem Punkte mit der meinigen übereinstimmt, ist vor zwei Jahren von W. K. Brooks in Baltimore aufgestellt worden [2]). Die Uebereinstimmung liegt darin, dass auch Brooks die geschlechtliche Fortpflanzung als das Mittel ansieht, dessen die Natur sich bedient, um Variationen hervorzubringen. Die Art, wie er sich vorstellt, dass die Variabilität entsteht, ist freilich weit von meiner Ansicht entfernt, wie wir denn überhaupt in der Grundanschauung auseinandergehen. Während ich die Continuität des Keimplasma's als Grundlage meiner theoretischen Auffassung der Vererbung hinstellte und deshalb dauernde und erbliche Veränderlichkeit nur dadurch entstanden denken kann, dass entweder äussere Einflüsse direkt das Keimplasma verändern, oder aber dass individuell verschiedenes Keimplasma zweier Individuen bei jeder Zeugung miteinander gemischt und zu den verschiedensten Combinationen verarbeitet wird, fusst Brooks im Gegentheil auf der Vererbbarkeit erworbener Abänderungen und derjenigen

---

1) Zusatz zu p. 26 u. f.

2) Vergl. W. K. Brooks „The law of Heredity a study of the cause of variation and the origin of living organisms.“ Baltimore 1883.

Anschauung, welche ich oben als den „Kreislauf des Keimplasma's" bezeichnete.

Seine Theorie der Vererbung ist eine Modifikation der Darwin'schen Pangenesis. Auch er nimmt an, dass jede Zelle des Körpers höherer Organismen winzige Keimchen abwerfe, aber nicht immer und unter allen Umständen, sondern nur dann, wenn sie unter neue, ungewohnte Bedingungen geräth. Solange die gewöhnlichen Verhältnisse, an welche sie angepasst ist, anhalten, funktionirt die Zelle in ihrer specifischen Weise, als ein Theil des Körpers, sobald aber ihre Funktion gestört wird und ihre Lebensbedingungen ungünstig werden „it throws of small particles which are the germs or gemmules of this particular cell".

Diese Keimchen können dann nach allen Theilen des Organismus gelangen, sie können in ein Eierstocksei eindringen oder in eine Knospe, aber die männliche Keimzelle hat eine besondere Anziehungskraft, sie in sich zu sammeln und aufzuspeichern.

Variabilität entsteht nun nach Brooks dadurch, dass bei der Befruchtung sich jedes Keimchen der Samenzelle mit demjenigen Theil des Eies vereinigt, „der bestimmt ist, im Laufe der Entwicklung zu derjenigen Zelle zu werden, welche der entspricht, von welcher der Keim herstammt".

Wenn nun diese Zelle im Nachkommen sich entwickelt, so muss sie als Bastard Neigung haben zu variiren. Ein Eierstocksei wird sich ganz ebenso verhalten, und so werden die betreffenden Zellen so lange

variabel bleiben, bis eine günstige Abänderung von der Naturzüchtung aufgegriffen wird. Sobald dies eintritt, wird die „Keimchenproduktion aufhören, denn da der durch Selektion bevorzugte Organismus seine Eigenschaften von einem Ei hat, und da dieses seine Eigenschaften auf das Ei der folgenden Generation überträgt, so wird der betreffende bevorzugte Charakter zum festen Rassen-Charakter werden und wird von nun an als solcher von Generation auf Generation übertragen werden.

Auf diese Weise glaubt Brooks zwischen Darwin und Lamarck zu vermitteln, indem er zwar die äussern Einflüsse den Körper oder einen Theil desselben variabel machen, die Natur der siegreichen Variation aber durch Selektion bestimmen lässt. Ein Unterschied von Darwin's Auffassung ist allerdings vorhanden, wenn auch nicht in der Grundanschauung. Darwin lässt auch den Organismus durch äussere Einflüsse variabel werden und nimmt an, dass erworbene, d. h. durch äussere Einflüsse hervorgerufene Abänderungen sich dem Keim mittheilten und vererbt werden können. Aber nach seiner Ansicht gibt jeder Theil des Organismus fortwährend Keimchen ab, die sich in den Keimzellen des Thiers ansammeln können, nach Brooks nur solche Theile, welche sich unter unvortheilhaften Bedingungen befinden oder deren Funktion gestört ist (p. 82). Auf diese Weise sucht der geistreiche Verfasser die unglaubliche Anzahl von Keimchen herabzumindern, welche sich nach Darwin's Theorie in den Keimzellen ansammeln müssen und dabei zugleich zu zeigen, dass stets gerade

diejenigen Theile variiren müssen, die nicht mehr gut den Lebensbedingungen angepasst sind.

Ich fürchte nur, dass Brooks hier zwei Dinge zusammenwirft, die verschieden sind und die nothwendig getrennt behandelt werden müssen, will man nicht zu unrichtigen Schlüssen gelangen, nämlich die Anpassung eines Körpertheils an den ganzen Körper, und die Anpassung dieses selben Theils an die äussern Verhältnisse. Das Erste kann der Fall sein ohne das Zweite, und wenn das Zweite fehlt, so folgt daraus nicht im Geringsten schon das Erste. Wie sollen Theile abändern, die den äussern Lebensbedingungen zwar schlecht angepasst sind, dagegen mit den übrigen Theilen des Körpers in vollkommener Harmonie stehen? Wenn für das Abwerfen der Variation erzeugenden Keimchen die „Lebensbedingungen" der betreffenden Zellen „ungünstig" werden müssen, so tritt dies doch in einem solchen Fall offenbar nicht ein. Gesetzt die Stacheln eines Igels seien nicht lang, oder nicht spitz genug, um dem Thier hinlänglichen Schutz zu verleihen, so kann doch daraus kein Anlass zum Keimchen-Abwerfen, d. h. zur Variabilität der Stacheln hervorgehen, denn die Matrix der Stacheln befindet sich ja unter vollkommen normalen und günstigen Bedingungen, mögen die Stacheln nun länger oder kürzer sein. Sie werden ja nicht davon betroffen, wenn in Folge zu kurzer Stacheln mehr Igel zu Grunde gehen als für die Art gut ist. Oder nehmen wir eine Raupe, die braun gefärbt ist, viel besser aber grün wäre, wie soll eine ungünstige Bedingung ihrer Hautzellen daraus hergeleitet werden, dass in Folge der braunen Färbung zahlreichere

Raupen von ihren Verfolgern entdeckt werden, als wenn sie grün wären? Und ganz ebenso steht es mit allen Anpassungen! Harmonie der Theile des Organismus ist die erste Bedingung der Lebensfähigkeit des Individuums; ist diese nicht vorhanden, so ist es eben krank, dadurch aber, dass ein Theil oder ein Charakter den äussern Lebensbedingungen nicht genügend angepasst ist, kann nimmermehr diese Harmonie, d. h. also die richtige Ernährung und Functionirung irgend eines Theils, irgend einer Zelle oder Zellengruppe gestört werden. Darwin lässt alle Zellen des Körpers fortwährend „Keimchen“ abgeben, und dagegen lässt sich zunächst nichts weiter sagen, als dass es nicht erwiesen und überaus unwahrscheinlich ist.

Ein weiterer wesentlicher Unterschied von Darwin's Pangenesis-Theorie liegt aber darin, dass Brooks den beiderlei Keimzellen eine verschiedene Rolle zuweist, indem er sie — wie oben schon angedeutet wurde — in verschiedenem Grade mit Keimchen beladen oder gefüllt sein lässt, die Eizelle mit viel weniger als die Samenzelle. Ihm ist die Eizelle das konservative Princip, welches der Vererbung der ächten Rasse-Charaktere, oder der Art-Charaktere vorsteht, während er die Samenzelle für das fortschrittliche Element erklärt, welches die Variationen vermittelt.

Die Umwandlung der Arten soll also grösstentheils dadurch zu Stande kommen, dass Theile, die durch äussere Einwirkung in ungünstige Lage versetzt variirt haben, Keimchen abwerfen, diese den Samenzellen zusenden, und dass nun diese Samenzellen durch die Befruchtung die

Variation weiter fortpflanzen. Eine Steigerung der Variation kommt dadurch zu Stande, dass die von der männlichen Keimzelle dem Ei zugeführten „Keimchen“ sich im Ei mit Theilchen „vereinigen oder conjugiren können, welche ihnen nicht genau äquivalent sind, vielmehr nur sehr nah verwandt.“ Brooks nennt dies eine „Bastardirung“, und da Bastarde variabler sind als reine Arten, so müssen also auch solche bastardirte Zellen variabler sein als andere.

Der Verfasser hat mit vielem Scharfsinn seine Theorie bis ins Einzelne auszuarbeiten und seine Annahmen, soweit möglich, durch Thatsachen zu stützen versucht. Es lässt sich auch nicht leugnen, dass es einzelne Thatsachen gibt, die so aussehen, als spiele die männliche Keimzelle eine andere Rolle bei der Bildung des neuen Organismus wie die weibliche.

So ist bekanntlich das Resultat der Kreuzung zwischen Pferd und Esel verschieden, je nachdem der Vater ein Pferd oder ein Esel war. Hengst und Eselin erzeugen das mehr pferdeähnliche Maulthier, Esel und Stute den dem Esel sehr ähnlichen Maulesel. Ich will davon absehen, dass viele Autoren, wie Darwin, Flourens und Bechstein, der Meinung sind, dass der Einfluss des Esels überhaupt der stärkere sei, im weiblichen Geschlecht aber weniger stark, und will die Meinung von Brooks annehmen, nach welcher der Einfluss des Vaters in beiden Fällen grösser ist als der der Mutter. Verhielte es sich so bei allen Kreuzungen verschiedener Arten, überhaupt bei allen normalen Befruchtungen innerhalb derselben Art, dann würden wir aller-

dings auf einen, wenigstens der Stärke nach verschiedenen Einfluss der männlichen und der weiblichen Keimzelle auf das gemeinsame Produkt schliessen müssen. So verhält es sich aber keineswegs. Selbst bei Pferden kommt auch der umgekehrte Fall vor. „Gewisse Stuten von Rennpferden überlieferten stets ihren eignen Charakter, während andere den des Hengstes überwiegen liessen.“

Beim Menschen überwiegt ebenso häufig die mütterliche als die väterliche Anlage, und obwohl in gewissen Familien die meisten Kinder dem Vater, in anderen die meisten der Mutter nachschlagen, so gibt es doch wohl keine Familie mit zahlreichen Kindern, in denen alle Kinder vorwiegend demselben Erzeuger nachfolgen. Wenn wir nun, ohne einstweilen noch der tieferen Ursache nachzuspüren, das Überwiegen des einen Erzeugers auf eine grössere Stärke der „Vererbungskraft“ beziehen wollen, so werden wir also aus den Thatsachen nur das schliessen dürfen, dass diese „Vererbungskraft“ selten oder nie in den beiden zusammen sich conjugirenden Keimzellen genau gleich ist, sondern dass auch innerhalb derselben Art bald die männliche, bald die weibliche Zelle die stärkere ist, ja dass dass Verhältniss dieser beiden Zellen wechselt, wenn sie von denselben beiden Individuen herrühren. Wie wären denn sonst die Kinder derselben Aeltern stets wieder in verschiedener Weise aus den Vererbungstendenzen der beiden Aeltern gemischt? Es müssen also hier die nacheinander reifenden Eizellen derselben Mutter und ebenso die Samenzellen desselben Vaters verschieden sein in der Stärke ihrer Vererbungskraft. Wir können uns so-

mit kaum darüber wundern, dass auch die relative Vererbungskraft der Keimzellen verschiedener Species eine verschiedene ist, wenn wir auch noch nicht einsehen, warum dies der Fall ist.

Es wäre übrigens nicht so schwierig, sich dies in allgemeiner Weise nach physiologischen Principien zurecht zu legen. Die Menge des Idioplasma's, welche in einer Keimzelle enthalten ist, ist sehr gering; sie muss während der Entwicklung des Organismus fort und fort durch Assimilation vermehrt werden. Sollte nun die Fähigkeit zu assimiliren beim Keimplasma und den aus ihm hervorgehenden Idioplasma der verschiedenen ontogenetischen Stufen nicht immer genau gleich sein bei der männlichen und weiblichen Keimzelle, so würde sich daraus ein rascheres Wachsthum des väterlichen oder des mütterlichen Idioplasma's, und damit ein Ueberwiegen der väterlichen oder der mütterlichen Vererbungstendenzen ergeben. Offenbar gibt es nun niemals zwei Zellen der gleichen Art, die ganz identisch sind, und so werden sie auch in Bezug auf ihre Fähigkeit zu assimiliren kleine Unterschiede besitzen. Daraus erklärt sich die verschiedene „Vererbungskraft" der in demselben Ovarium entstandenen Eizellen, noch leichter die verschiedene Vererbungskraft der in den Ovarien oder Spermarien verschiedener Individuen derselben Art entstandenen Keimzellen, am leichtesten schliesslich die verschiedene Vererbungskraft der Keimzellen verschiedener Arten.

Natürlich ist diese „Vererbungskraft" immer etwas relatives, wie man aus den Kreuzungen verschiedener

Arten und Rassen leicht ersieht. So überwiegen bei Kreuzung der Pfauentaube mit der Lachtaube die Charaktere der Ersteren, bei der Kreuzung der Pfauentaube mit der Kropftaube aber die Charaktere der Letzteren[1]).

Noch weniger ausreichend für Begründung der Brook'schen Ansicht scheinen mir die Thatsachen zu sein, welche die Kreuzung von Bastarden mit der reinen Art und der daraus resultirende Grad von Variabilität der Nachkommen an die Hand gibt. Sie scheinen mir alle einer anderen Auslegung fähig als sie ihnen Brooks zu Theil werden lässt. Wenn ferner Brooks für seine Ansicht noch die sekundären Geschlechtsunterschiede herbeizieht, so scheint mir auch hier seine Auslegung der Thatsachen sehr angreifbar. Daraus dass die Männchen bei vielen Thierarten variabler sind oder stärker vom Urtypus abweichen als die Weibchen, kann man doch kaum schliessen, dass sie es sind, die Variabilität erzeugen. Gewiss hat bei vielen Arten das männliche Geschlecht in dem Umwandlungsprocess die Leitung übernommen, das weibliche Geschlecht ist nachgefolgt, allein dafür lassen sich unschwer bessere Erklärungen finden als die Annahme, „that something within the animal compels the male to lead and the female to follow in the evolution of new breeds". Brooks hat mit vielem Scharfsinn einige Fälle herausgefunden, welche sich unter dem Darwin'schen Gesichtspunkt der geschlechtlichen Zuchtwahl nicht mit voller Sicherheit heute schon deuten lassen. Berechtigt dies aber schon

1) Siehe: Darwin „Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustand der Domestikation" Stuttgart 1873. Bd. II, p. 75.

dazu, das Princip für ungenügeud zu halten und seine Zuflucht zu einer Vererbungstheorie zu nehmen, die ebenso complicirt als unwahrscheinlich ist? Die ganze Anschauung von der Uebertragung von „Keimchen“ aus den modificirten Körpertheilen in die Keimzellen beruht schon auf der unerwiesenen Voraussetzung: dass erworbene Charaktere vererbt werden können. Die Ansicht aber, dass die männliche Keimzelle eine andere Rolle zu spielen habe bei dem Aufbau des Embryo als die weibliche, scheint mir schon deshalb nicht haltbar, weil sie mit der einfachen Beobachtung in Widerspruch steht, dass die menschlichen Kinder im Ganzen ebensoviel vom Vater als von der Mutter erben können.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung

von

Dr. August Weismann,
Professor in Freiburg i. Br.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1887.

Vorwort.

Vorliegende Schrift steht in innerem Zusammenhang mit der Reihe von kleinen Schriften, welche seit dem Jahre 1881 von mir veröffentlicht wurden, deren erste „die Dauer des Lebens" behandelte, die letzte „die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung". Am genauesten schliesst sie sich an die „Continuität des Keimplasmas" an, ja sie ist gewissermassen gradezu aus dieser hervorgewachsen, indem sie anknüpft an die dort gegebene Erklärung von der Bedeutung der „Richtungskörperchen" des thierischen Eies. Diese ruhte auf einem, wie ich heute mit noch grösserer Sicherheit glauben darf, guten und soliden Fundamente, auf dem Gedanken nämlich, dass in der Eizelle von hoher histologischer Differenzirung zwei verschiedenartige Kernsubstanzen nacheinander zur Geltung kommen. Fortgesetzte Untersuchung hat mir indessen gezeigt, dass die auf diesen Gedanken aufgebaute Erklärung nur zur Hälfte zutrifft, dass sie das Wesen der Richtungskörper-Bildung nicht erschöpft. Sie um einen wesentlichen Theil zu ergänzen, hofft die

vorliegende Abhandlung, und damit zugleich neues Licht zu werfen auf das Räthsel der geschlechtlichen Fortpflanzung und der von ihr abzuleitenden Parthenogenese.

Gewiss kann es sich auch hier nur um den Versuch einer Erklärung handeln, um eine Hypothese, nicht um das unanfechtbare Resultat des mathematischen Calcüls. Allein das ist für jetzt das Schicksal jeder biologischen Forschung, da der mathematische Schlüssel zur Eröffnung der Geheimnisse des Lebens noch immer nicht gefunden worden ist, und seine Entdeckung wohl auch noch ein wenig auf sich warten lassen wird. Wenn ich indessen auch nur eine Hypothese bieten kann, so hoffe ich, ist es doch keine willkürlich ersonnene und deshalb von heute auf morgen vergängliche, sondern eine aus dem sichern Boden der Thatsachen auf natürlichem Wege hervorgewachsene.

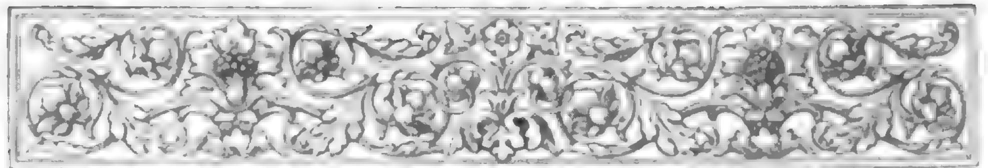
Kaum irgend Etwas ist im Stande der Hypothese den Stempel der Wahrheit so sehr aufzuprägen, wie der Umstand, dass unter ihrem Lichte nicht nur die Thatsachen verständlich erscheinen, für deren Erklärung sie aufgestellt wurde, sondern auch ferner liegende Erscheinungsgruppen. Grade dieses aber scheint mir hier zuzutreffen, indem die hier gegebene Deutung der Richtungskörper und die daraus abgeleiteten Vorstellungen von sehr verschiedenen Seiten her die Thatsachen der Fortpflanzung, Vererbung, ja auch der Artumwandlung zu einem zwar bei Weitem nicht lückenlosen, aber doch harmonischen und deshalb befriedigenden Gesammtbild vereinigen.

Die neuen Thatsachen, auf welche sich die hier entwickelten Ansichten gründen, werden an dieser Stelle nur kurz ihrem wesentlichsten Inhalte nach vorgeführt

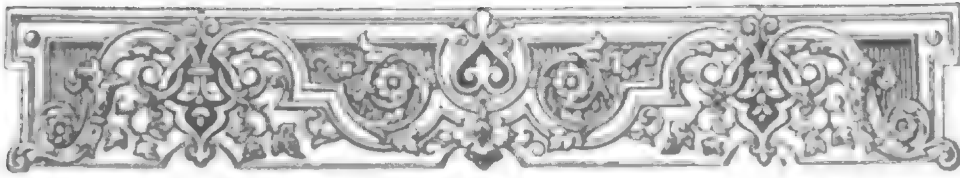
werden. Es war mir hier in erster Linie um ihre geistige Verarbeitung zu thun, nicht um ihre ausführliche Darlegung. Diese Letztere wird an anderem Ort und in allernächster Zeit erfolgen, begleitet von den dazu nöthigen Abbildungen.

Freiburg i. Br., 30. Mai 1887.

Der Verfasser.



Inhalts-Uebersicht.



I. Das parthenogenetische und das befruchtungsbedürftige Ei.

Bisher legte man keinen Werth darauf, ob von dem Ei einer Thierart ein oder zwei Richtungskörper abgeschnürt werden. Von vielen Beobachtern und bei vielen verschiedenen Thierformen, hohen wie niederen, waren zwei solche Körper beobachtet worden, bei andern Arten nur eines, bei wieder andern deren drei, vier und fünf (Bischoff beim Kaninchen), manche Beobachter erwähnten überhaupt nicht die Zahl der von ihnen beobachteten Richtungskörper und begnügten sich damit nur einfach von „Richtungskörpern" zu sprechen. Wie hätte man auch grade der Zahl dieser Körper besondere Bedeutung beilegen und besondere Aufmerksamkeit schenken sollen, solange man in ihrer Bildung noch einen Vorgang von untergeordneter physiologischer Bedeutung sah, ein „Exkret" des Eies, einen „Reinigungsprozess" des Eies, eine „Verjüngung" des Kerns, sogar „den Koth des Eies", oder auch nur eine blosse historische Reminiscenz an uralte Vorgänge, aber heute ohne jede physiologische Bedeutung. Besonders die letzte Vermuthung entbehrte auch keineswegs stützender Gründe.

War man doch noch vor einem Jahrzehnt weit entfernt, das Auftreten der Richtungskörper als eine allgemeine, allen thierischen Eiern zukommende Erscheinung nachweisen zu können, und noch 1880 sagte Balfour in seinem vortrefflichen „Handbuch der vergleichenden Embryologie“: „Es ist sehr leicht möglich, um nicht zu sagen wahrscheinlich dass“ die Bildung von Richtungskörpern „allgemein im Thierreich vorkommt; aber der gegenwärtige Zustand unseres Wissens berechtigt uns noch nicht, dies bestimmt auszusprechen.“ Streng genommen sind wir auch heute noch nicht dazu berechtigt, denn noch sind Richtungskörper bei manchen Thiergruppen noch immer nicht nachgewiesen, so bei Reptilien und Vögeln, allein in bei weitem den meisten grossen Gruppen des Thierreichs kennt man sie, und überall, wo in neuerer Zeit und mit der vervollkommneten Technik unserer Tage nach ihnen gesucht wurde, da gelang es auch, sie zu finden.[1])

Vor Allem war es die tiefere Einsicht in den Befruchtungsvorgang, welche dazu führte, auch den die Befruchtung vorbereitenden Erscheinungen grösseres Interesse und ein genaues Studium zuzuwenden.

---

1) Den jüngsten Beleg dazu bildet die schöne Arbeit von O. Schultze „über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies“ (Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 45, 1887). Es wird hier der Nachweis geliefert, dass sowohl beim Axolotlei, als bei dem Froschei zwei Richtungskörper ausgestossen werden, obgleich alle früheren Beobachter, unter ihnen auch O. Hertwig, dieselben nicht hatten auffinden können, und das Resultat des Letzteren in einer besonders darauf gerichteten Untersuchung in die Worte zusammengefasst wurde: „Das Keimbläschen wandelt sich hier in modificirter Weise um“ (Befrucht. des thier. Eies, III, p. 81).

O. Hertwig[1]) und Fol[2]) zeigten, dass die Abschnürung der Richtungskörper mit einer Theilung der Kernsubstanz des Keimbläschens verbunden ist, Hertwig und Bütschli[3]) wiesen dann die Zellnatur des aus dem Ei ausgestossenen Körpers nach und bahnten so der Auffassung den Weg, in dem Vorgang der Richtungskörper-Bildung eine allerdings sehr ungleiche Zelltheilung zu sehen. Aber auch jetzt hatte man noch keine Veranlassung, grade auf die Zahl der Körper besonderes Gewicht zu legen, nicht einmal dann, wenn man mit Minot[4]), Balfour[5]) und van Beneden dem Vorgang eine hohe physiologische Bedeutung beilegte und in dem ausgestossenen Stück den männlichen Theil der vorher zwittrigen Eizelle zu erkennen glaubte. Man konnte ja nicht wissen, wie sich die Volumina des vermeintlichen männlichen und des weiblichen Theils der Eizelle zu einander verhielten und es war a priori nicht zu sagen, ob dieser männliche Theil in einer, zwei oder mehreren Portionen aus dem Körper der Eizelle herausgeschafft werden musste.

Ja selbst, nachdem sich hauptsächlich durch Strasburger's Untersuchungen über den Befruchtungs-

1) O. Hertwig „Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies", I, II und III. Morpholog. Jahrbuch 1875—77.

2) H. Fol „Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux" Genève—Bale—Lyon, 1879.

3) Bütschli „Entwicklungsgeschichtliche Beiträge", Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 29, p. 237. 1877.

4) C. S. Minot „Account etc.", Proceedings Boston Soc. nat. hist. Vol. XIX, p. 165. 1877.

5) F. M. Balfour „Handbuch der vergleichenden Embryologie" übersetzt von Vetter. Jena 1880.

vorgang der phanerogamen Pflanzen die Ueberzeugung Bahn gebrochen hatte, dass die wesentliche Substanz bei der Befruchtung die Kernsubstanz sei, und dass somit die Hertwig'sche Ansicht richtig, und der Befruchtungsvorgang im Wesentlichen eine Kern-Copulation sei, selbst dann war man noch nicht nothwendig darauf hingewiesen, in der Zahl der Theilungen, welche der Kern des reifen Eies als Vorbereitung zur Befruchtung durchmacht, ein wesentliches Moment zu sehen.

So verhielt es sich noch zu der Zeit, als ich selbst einen Versuch machte, die Bedeutung der Richtungskörperbildung zu ergründen. Ich fusste auf der erwähnten, damals grade zum Durchbruch kommenden Vorstellung, dass das Idioplasma Nägeli's im Zellkern liege, dass also das Kernplasma die für Form und Leistung bestimmende Substanz enthalte. Daraus folgte, dass auch das „Keimplasma", d. h. die Substanz, welche die Art und Weise der Embryonalentwicklung der Eizelle bestimmt, im Kernplasma der Eizelle enthalten sein muss. Der Begriff des Keimplasma's war schon vor dem Erscheinen des an fruchtbaren Gedanken so reichen Nägeli'schen Buches [1]) von mir aufgestellt worden [2]), und fällt nicht ganz zusammen mit dem Nägeli'schen Begriff des Idioplasma's; es ist nur eine bestimmte Form des Idioplasma's, nämlich das der Keimzelle, das wichtigste von allen Idioplasmen, insofern alle übrigen daraus

1) Nägeli „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre", München und Leipzig 1884.

2) Weismann „Ueber die Vererbung", Jena 1883, und „Die Continuität des Keimplasma's als Grundlage einer Theorie der Vererbung", Jena 1885.

hervorgehen und nur ontogenetische Entwicklungsstufen desselben sind. Ich suchte zu zeigen, dass diese ontogenetischen Entwicklungsstufen des Keimplasma's sich immer mehr und mehr von dem ursprünglichen molekulären Bau desselben entfernen müssen, bis sie am Ende der Embryogenese einen ganz specialisirten Charakter angenommen haben, wie er der Hervorrufung specifischer Gewebezellen entspricht. Es schien mir nun nicht denkbar, dass das in den Kernen der Gewebezellen enthaltene, specialisirte Idioplasma sich wieder in die Anfangsstufe der ganzen Entwicklungsreihe sollte zurückverwandeln, dass es seinen specialisirten Charakter ablegen und wieder den allgemeinen der Keimsubstanz sollte annehmen können. Ich will die Gründe nicht wiederholen, welche mich zu dieser Vorstellung bestimmten, sie scheinen mir auch heute noch ausschlaggebend. Nimmt man sie einmal als zureichend an, so ergibt sich weiter eine interessante Folgerung auf die Keimzelle, zum mindesten doch auf solche Keimzellen, welche, wie die meisten thierischen Eier ein specifisches, histologisches Gepräge besitzen. Denn offenbar weist dieses auf ein schon sehr specialisirtes, histogenes Idioplasma hin, welches somit im Kern dieser Eizellen seinen Sitz haben muss; andrerseits aber wissen wir, dass nach Vollendung seines Wachsthums, seiner Dotter- und Schalenbildung das Ei Keimplasma enthält, da es sich zum Embryo zu entwickeln im Stande ist. Wir haben also hier gewissermassen zwei Naturen in einer Zelle, welche nach einander zur Geltung kommen und die wir der dargelegten Grund-

anschauung nach nur auf die Anwesenheit zweier differenter Idioplasmen beziehen können, die nacheinander die Eizelle beherrschen und ihre Leistungen bestimmen. Zuerst leitet histologisch specialisirtes Kernplasma die Histogenese des Eies und drückt demselben ein specifisches histologisches Gepräge auf, dann tritt Keimplasma an die Stelle und zwingt das Ei zum Aufbau des Embryo. Wenn nun das histogene oder ovogene Kernplasma der Eizelle zwar wohl aus Keimplasma hervorgehen, nicht aber sich in dasselbe zurückverwandeln kann (das Specialisirte kann aus dem Allgemeinen hervorgehen, nicht aber umgekehrt das Allgemeine aus dem Specialisirten), so gelangte man zu der Vorstellung dass aus dem schon in den jüngsten Eizellen vorhandenen Keimplasma sich zunächst ein specifisch histogenes, oder ovogenes Kernplasma bilde, welches die Eizelle beherrscht bis zu ihrer Reife, dann aber durch den inzwischen herangewachsenen Rest unveränderten Keimplasma's verdrängt und nun mit Hülfe von Kerntheilungen und in Gestalt von Richtungskörpern aus dem Ei entfernt werde. Die Bildung von Richtungskörpern bedeutete mir: *die Entfernung des ovogenen Kerntheils aus der reifen Eizelle.* Dieselbe war unerlässlich, sobald in der That eine Rückverwandlung im Keimplasma nicht eintreten kann; das ovogene Idioplasma war dann nach Reifung des Eies nicht weiter zu verwenden, ja es musste sogar dem Eintritt der Embryonalentwicklung hinderlich sein, da zwei verschiedenartige Kräfte das Ei unmöglich in der gleichen Weise bestimmen können, wie eine von ihnen

allein es gethan hätte. Wenn also die Embryobildung vor sich gehen sollte, so musste vorher der Einfluss des ovogenen Idioplasma's beseitigt werden, so schloss ich. Auf diese Weise schienen mir nicht nur die gewöhnlichen Fälle von Ei- und Embryonalbildung leichter verständlich zu werden, sondern vor Allem auch jene seltneren Fälle, in denen ein und dieselbe Species zwei Arten von Eiern hervorbringt, „Sommer- und Winter-Eier", die nicht nur in der Grösse verschieden sind, sondern auch in der Beschaffenheit des Dotters und der Schale, während doch genau der gleiche Embryo aus beiden hervorgeht. Letzteres setzt voraus, dass sie auch genau dasselbe Keimplasma im Kern enthalten, Ersteres aber verlangt die Annahme, dass das Kernplasma in beiden verschieden sei, denn das histologische Gepräge der beiden Eiarten ist ein durchaus verschiedenes.

Da bei Kerntheilungen gleiche Massen von einander geschieden werden, so musste ich weiter schliessen, dass die Ausstossung des ovogenen Kernplasma's erst dann eintreten könne, wenn das Keimplasma im Kern der Eizelle wieder soweit herangewachsen ist, dass es als ebenbürtige Hälfte der ovogenen Kernsubstanz gegenübertreten kann. Wie sich nun aber die Massen heterogener Kernsubstanzen zu einander verhalten müssen, damit Kerntheilung eintritt, das wissen wir nicht, und so konnte man auch von dieser Hypothese aus wenigstens nicht mit Sicherheit auf die Nothwendigkeit von einmaliger oder zweimaliger Theilung des Eikerns schliessen. Es war nicht gradezu undenkbar, dass das ovogene Kernplasma voluminöser sei, als das Keimplasma

und dass es erst durch zwei successive Theilungen des Kerns vollkommen entfernt werden könne. Ich gestehe zwar, dass mir diese Annahme einiges Unbehagen verursachte, allein es fehlte zunächst an einer sicheren Handhabe, um hier tiefer einzudringen, und so begnügte ich mich einstweilen damit, überhaupt eine Erklärung des physiologischen Werthes der Richtungskörper gefunden zu haben, es der Zukunft überlassend, zu entscheiden, ob sie nicht blos richtig, sondern auch erschöpfend sei. Dieselbe scheint bei einigen unserer besten Forscher nur geringen Beifall gefunden zu haben. Hensen[1]) kann meine „Gründe für eine Unterscheidung von Keimplasma und histogenem Plasma“ im Kern der Eizelle „nicht für zwingend anerkennen“, was sie vielleicht bisher auch noch nicht waren, und O. Hertwig[2]) erwähnt meine Ansicht in seinem „Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte“ überhaupt gar nicht, obwohl er in der Vorrede sagt: „in schwebenden Streitfragen habe ich zwar die Ansichten, welche mir die am meisten berechtigten zu sein schienen, der Darstellung hauptsächlich zu Grunde gelegt, dabei aber auch entgegengesetzte Auffassungen nicht unerwähnt gelassen. Die Minot'sche Hypothese wird besprochen, der Bütschli'schen[3]) aber der Vorzug eingeräumt, obwohl diese beiden Hypothesen gar keine entsprechenden Gegensätze sind; die erste ist eine rein

---

1) Hensen „Die Grundlagen der Vererbung“, Zeitschr. f. wiss. Landwirthschaft, Berlin 1885, p. 749.

2) O. Hertwig „Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere“, Jena 1886.

3) Bütschli „Gedanken über die morphologische Bedeutung der sog. Richtungskörperchen“, Biol. Centralblatt, Bd. VI, p. 5. 1884.

physiologische, die andere eine rein morphologische Erklärung. Diesen Erfahrungen gegenüber möchte ich doch nochmals betonen, dass meine Hypothese eine einfache logische Consequenz aus dem Satz ist, dass die Kernsubstanz das Wesen einer Zelle bestimmt. Wie das geschieht, ist eine andere Frage, die nicht hierher gehört; wenn es nur feststeht, dass es so ist, so folgt aus der histologisch specialisirten Natur einer Zelle, dass sie auch ein dem entsprechendes Kernplasma enthält. Nun enthält das Ei aber auch Keimplasma, sobald es gereift ist, und es bieten sich also nur zwei Möglichkeiten: entweder das vorher ovogene Kernplasma vermag sich wieder in Keimplasma zu verwandeln, oder es vermag dies nicht. Ganz abgesehen nun von den Gründen, welche man für die eine oder die andere Möglichkeit anführen könnte, scheint mir hier die Thatsache ins Gewicht zu fallen, dass wirklich ein Körper vom reifen Ei ausgestossen wird, und noch weit mehr, dass dieser Körper Kernplasma der Eizelle enthält! Man könnte meinen, dass ein solcher Vorgang, wie ich ihn annehme, ohne Analogie sei, aber mit Unrecht, denn jede Embryogenese enthält zahlreiche Zelltheilungen, durch welche ungleiche Kernplasmen von einander getrennt werden müssen, und in allen diesen können wir uns den Vorgang auch nicht anders vorstellen, als dass die beiden verschiedenen Qualitäten von Kernplasma vorher in der Mutterzelle vereinigt waren, wenn wohl auch ihre Differenzirung erst in die letzte Periode vor der Zelltheilung fiel. — Vielleicht sind die gleich anzuführenden

neuen Thatsachen und die daraus abgeleiteten Anschauungen im Stande, auch den beiden genannten Forschern meine Hypothese vom histogenen Kernplasma der Keimzellen in günstigerem Lichte erscheinen zu lassen.

Zunächst hat sie wenigstens das eine Verdienst, mich auf gute Pfade geleitet zu haben.

Wenn wirklich die Richtungskörper die Bedeutung hatten, das „ovogene“ Kernplasma aus dem reifen Ei zu entfernen, dann mussten sie sich auch bei parthenogenetischen Eiern finden, denn diese besitzen ebensogut eine specifische histologische Struktur, wie die der Befruchtung bedürftigen Eier. Gelang es also, bei Eiern, welche sich durch Parthenogenese entwickeln, die Abschnürung von Richtungskörpern zu beobachten, so war damit zwar noch kein förmlicher Beweis für meine Deutung derselben geführt, aber es war doch eine Thatsache gewonnen, die mit ihr im Einklang stand, und eine Vermuthung beseitigt, welche, wenn sie sich bestätigt hätte, ihr verderblich geworden wäre. Minot, Balfour und E. van Beneden mussten von ihrem Standpunkte aus das Fehlen von Richtungskörpern bei parthenogenetischen Eiern postuliren, und die Thatsachen hatten bisher mehr für sie zu sprechen geschienen, insofern es trotz mehrfachen Bemühungen doch niemals gelungen war, die Bildung dieser Körper bei parthenogenetischen Eiern zu erweisen.

Im Sommer 1885 gelang es mir zuerst, die Ausstossung eines Richtungskörpers bei dem parthenogenetischen Sommerei einer Daphnide, des Polyphemus Ocu-

lus festzustellen.[1]) So war also meine Deutung des fraglichen Vorgangs gestützt, und zugleich — wie es wenigstens zunächst scheinen musste — der Stab über die Minot'sche Deutung der Richtungskörperchen gebrochen; denn wenn auch nur bei einer einzigen Art von parthenogenetischen Eiern Richtungskörper gebildet werden, wie bei den befruchtungsbedürftigen Eiern, so kann die Ausstossung von Richtungskörpern nicht die Entfernung des männlichen Elementes aus dem Ei bedeuten.

Uebrigens war der Wunsch, über die Bedeutung der Richtungskörper ins Klare zu kommen, nicht das einzige Motiv meiner Untersuchungen gewesen. Ich hoffte vielmehr zugleich auf diesem Wege in das Wesen der Parthenogenese tiefer eindringen zu können.

In der Schrift „über die Continuität des Keimplasmas“ hatte ich im dritten Abschnitt „über das Wesen der Parthenogenese“ mir klar zu werden versucht und war zu dem Schluss gekommen, dass der Unterschied zwischen dem Ei, welches fähig ist sich ohne Befruchtung zu entwickeln und demjenigen, welches der Befruchtung bedarf, in der Masse des Keimplasma's liegen müsse, welches im Ei enthalten ist. Ich nahm an, dass das reife parthenogenetische Ei nahezu doppelt soviel Keimplasma in seinem Kern enthalten müsse, als in dem befruchtungsbedürftigen Ei unmittelbar vor der Befruchtung enthalten ist, oder viel-

---

1) Diese Beobachtung wurde zuerst kurz mitgetheilt in meiner Schrift „Die Continuität des Keimplasma's als Grundlage einer Theorie der Vererbung“, Jena, 1885, p. 122.

mehr, ich stellte mir vor, dass die Masse des Kernplasma's, welches nach Ausstossung der Richtungskörper noch im Ei zurückbleibt, bei beiden Eiern gleich sei, dass aber parthenogenetische Eier die Fähigkeit besässen, diese Masse durch Wachsthum aufs Doppelte zu vermehren und so aus eigner Kraft dieselbe Quantität von Keimplasma zu erzeugen, welche bei dem befruchtungsbedürftigen Ei durch das Hinzutreten des Spermakerns gebildet wird. Das war nur eine Hypothese, und „die ganzen Erwägungen", welche zu ihr geführt hatten, „ruhten, soweit sie ins Einzelne gingen, auf willkürlicher Annahme", aber die Grundvorstellung, dass die Masse des Kerns entscheidet, ob die Embryobildung eintritt ohne Befruchtung, oder nicht, schien mir damals schon sicher und als ein „aus den Thatsachen hervorgehender Schluss". Es schien mir auch nicht unmöglich, seine Richtigkeit geradezu zu erweisen, vielmehr wies ich darauf hin, dass durch Vergleichung der Kernmasse des parthenogenetischen und des befruchtungsbedürftigen Eies womöglich bei ein und derselben Art sich die Frage entscheiden lassen müsse (a. a. O. p. 102).

So erwuchs mir denn die Aufgabe, diese Vergleichung vorzunehmen. Das Ergebniss derselben war zunächst das schon erwähnte, dass auch bei Parthenogenese Richtungskörper gebildet werden; allein schon bei der ersten mit Erfolg untersuchten Art zeigte sich eine weitere Thatsache, die, wenn sie allgemein war und allen parthenogenetischen Eiern eigenthümlich, durchaus bedeutungsvoll sein musste: die Reifung des parthenogenetischen Eies ist mit der

Ausstossung **eines** Richtungskörpers verbunden, oder anders ausgedrückt: die Kernsubstanz des Keimbläschens wird nur einmal halbirt, nicht wie bei den Eiern so zahlreicher andrer Thiere mit befruchtungsbedürftigen Eiern zweimal. War dies ein allgemeiner Unterschied zwischen parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern, so war also damit meine oben dargelegte Hypothese „in ihrer Grundvorstellung" in der That als richtig erwiesen; die Masse der Kernsubstanz entscheidet über die Fähigkeit des Eies, die Embryonalentwicklung durchzuführen, sie ist bei dem parthenogenetischen Ei doppelt so gross, als bei dem befruchtungsbedürftigen. Im Einzelnen aber war ich irre gegangen, denn der Unterschied in der Masse der Kernsubstanz wird nicht dadurch hervorgebracht, dass beide durch die Ausstossung zweier Richtungskörper zuerst auf $^1/_4$ ihrer ursprünglichen Kernsubstanz reducirt werden, und dass dann das parthenogenetische Ei seine Kernmasse durch Wachsthum wieder aufs Doppelte steigert, sondern dadurch, dass die Reduktion der ursprünglich vorhandenen Kernsubstanz im einen Falle eine geringere ist, als im andern; beim parthenogenetischen Ei wird sie durch einmalige Kerntheilung nur auf die Hälfte reducirt, beim befruchtungsbedürftigen Ei durch zwei successive Theilungen auf ein Viertel. Es lag nahe, den weiteren Schluss aus dieser Thatsache — falls sie sich als allgemein bestätigte — zu ziehen, dass die Bedeutung des ersten Richtungskörperchens eine andre sein müsse, als die des zweiten; nur das eine konnte die Ent-

fernung des „ovogenen“ Kernplasma's aus dem reifen Ei bedeuten, das zweite aber war offenbar eine Reduktion des Keimplasmas selbst auf die Hälfte. Grade dieser Punkt schien mir von grosser Bedeutung, weil, wie ich schon längst erkannt hatte und wie weiter unten gezeigt werden soll, die Vererbungstheorie zu der Annahme zwingt, dass jeder Befruchtung eine Halbirung der Anzahl von Idioplasmen vorhergehen muss, welche in den Kernen des elterlichen Individuums vorhanden waren.

Ehe man aber den Sinn der Erscheinungen näher zu ergründen suchte, war es unerlässlich, die Allgemeinheit derselben festzustellen. Es gab zwei Wege, um dazu zu gelangen und den Nachweis zu führen, dass in der That parthenogenetische Eier allgemein nur ein Richtungskörperchen ausstossen, befruchtungsbedürftige aber deren zwei. Man konnte versuchen, bei Arten, welche sich sowohl parthenogenetisch, als zweigeschlechtlich fortpflanzen, die Reifungserscheinungen an beiderlei Eiern zu beobachten — das wäre die einfachste Entscheidung gewesen, vorausgesetzt, dass man sie an einer für den Induktionsbeweis genügenden Zahl von Arten durchführen konnte. Aber auch der andere Weg stand frei, welcher sogar der einzige gewesen sein würde, falls es keine Thiere mit zweierlei Art von Fortpflanzung gäbe; man konnte versuchen, bei einer grösseren Zahl von parthenogenetischen Eiern, womöglich aus verschiedenen Thiergruppen die Reifungserscheinungen festzustellen und sie dann mit dem zu vergleichen, was wir über die

Ausstossung der Richtungskörper bei befruchtungsbedürftigen Eiern so vieler Thierarten bereits Sicheres wissen.

Ich habe beide Wege zugleich eingeschlagen und auf dem zweiten derselben bin ich schon vor geraumer Zeit zu dem sicheren Ergebniss gelangt, dass in der That der oben bezeichnete Unterschied ein allgemeiner und durchgreifender ist. Es zeigte sich, dass bei allen parthenogenetischen Eiern, welche ich mit dem werthvollen Beistand meines Schülers, des Herrn Ischikawa aus Tokio noch ferner untersuchte, nur ein primäres Richtungskörperchen gebildet wird, und andererseits ergab mir eine möglichst umfassende Durchforschung der Litteratur, dass nicht ein einziger zweifelloser Fall bekannt ist, in welchem bei befruchtungsbedürftigen Eiern nur ein Richtungskörper ausgestossen wird, dass hingegen sehr zahlreiche Fälle aus beinahe allen Thiergruppen vorliegen, in welchen es vollkommen sicher ist, dass deren zwei successiv gebildet werden. Manche ältere Beobachtungen sind dabei nicht zu gebrauchen, weil sie nur einfach die Anwesenheit von zwei Richtungskörpern erwähnen, ohne dass in den Beobachtungen ein Anhalt dafür geboten wäre, ob dieselben successiv vom Ei sich ablösten und nicht etwa erst durch nachträgliche Theilung eines einzigen vom Ei ausgestossenen Körpers entstanden waren. Auch bei Parthenogenese werden meistens zwei Richtungskörper gebildet, allein sie gehen aus einer solchen nachträglichen Theilung des einen vom Ei sich lösenden Körpers hervor. Diese nachträglichen Theilungen haben aber für das Ei und damit auch für die Deutung des Vorgangs nur eine untergeordnete

Bedeutung. Das Wesen des Vorgangs liegt darin, dass bei Parthenogenese der Kern der Eizelle sich nur einmal theilt, bei Befruchtungsbedürftigkeit zweimal, nicht darin, ob der ausgestossene Kern- und Zelltheil sich später direkt auflöst oder erst nach vorhergegangener Theilung. Man wird also unterscheiden müssen zwischen primären und sekundären Richtungskörpern. Thut man dies und lässt alle zweifelhaften Fälle der Litteratur bei Seite, so bleibt eine so grosse Zahl sicherer Beobachtungen übrig, dass die Thatsache als festgestellt betrachtet werden darf, dass bei allen befruchtungsbedürftigen Eiern zwei primäre Richtungszellen abgelöst werden, niemals weniger und niemals mehr.

Daraus ergab sich nun also der, wie ich glaube, recht bedeutungsvolle Satz: Der Unterschied zwischen parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern liegt darin, dass bei ersteren nur eine primäre Richtungszelle ausgestossen wird, bei den letzteren deren zwei.

Als ich im Juli 1886 eine kurze Mittheilung[1]) über einen Theil der an parthenogenetischen Eiern gemachten Beobachtungen veröffentlichte, beschränkte ich mich ganz auf die Thatsachen und erwähnte diese Folgerung aus ihnen noch nicht, einfach deshalb, weil ich wünschte, erst dann damit hervorzutreten, wenn ich auch auf dem ersten der beiden bezeichneten Wege genügende Beobachtungen gewonnen hätte. Ich würde gern das gesammte aufzu-

1) Weismann „Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern", Zool. Anzeiger 1886, p. 570.

bringende Beweismaterial auf einmal vorgelegt haben, ehe ich es unternahm, mit den weittragenden Schlüssen hervorzutreten, die sich mir aus dem neu gewonnenen Satz ergeben hatten. Leider zeigte sich das Untersuchungsmaterial, auf welches ich meine Hoffnung eines unmittelbar bevorstehenden Abschlusses der Untersuchungen damals gegründet hatte, als weniger günstig, wie ich angenommen hatte. Viele hundert Schnitte durch frisch abgelegte Wintereier von Bythotrephes longimanus wurden vergeblich angefertigt; sie gaben nicht den gehofften Aufschluss, und fortgesetzte Untersuchung an anderem Material hat zwar zu besseren Resultaten geführt, ist aber auch jetzt noch nicht vollständig abgeschlossen.

Ich würde deshalb auch jetzt noch nicht mit dem oben aufgestellten Satz hervorgetreten sein, wenn nicht von andrer Seite her derselbe Gedanke auf Grund meiner eigenen, sowie einer neuen Beobachtung gestreift worden wäre. In der neuesten Nummer des „biologischen Centralblattes" gibt Blochmann[1]) über seine schon früher veröffentlichten, neuerdings aber noch weiter fortgesetzten Untersuchungen über die Bildung von Richtungskörpern bei den Insekteneiern Bericht. Bekanntlich hatte dieser feine und sorgfältige Beobachter schon früher den Nachweis geführt, dass auch bei den Insekten Richtungskörper gebildet werden, während man bis dahin dieselben vermisst hatte. Durch Blochmann sind sie bis jetzt

1) Blochmann, „Ueber die Richtungskörper bei den Insekteneiern". Biolog. Centralblatt, 15. April 1887.

bei Vertretern dreier verschiedener Insekten-Ordnungen nachgewiesen, so dass man in der That „sicher hoffen kann, auch bei den anderen Insekten Entsprechendes aufzufinden". Dieser Nachweis ist wichtig und mir persönlich begreiflicher Weise sehr erwünscht, da ich von lange her dem Vorgang der Richtungszellen-Bildung eine hohe physiologische Bedeutung zugeschrieben habe, und es mit einer solchen unvereinbar wäre, wenn der Vorgang in ganzen Klassen von Thieren nicht vorkäme. Gerade eben, um diese Lücke in unserm Wissen auszufüllen und meine theoretischen Vorstellungen von dieser Seite her sicher zu stellen, hatte ich einem meiner Schüler, Herrn Dr. Stuhlmann[1]) das Thema der Reifung des Insekteneies vorgeschlagen, und es ist ein sonderbares Spiel des Zufalls, dass es gerade ihm — wie freilich auch seinen zahlreichen Vorgängern — trotz vieler darauf verwendeter Mühe durchaus nicht glücken wollte, den erwarteten Befund auch wirklich zu beobachten. Ungunst der zur Untersuchung gewählten Arten mag an diesem Misserfolg wohl wesentlichen Antheil haben, jedenfalls ist jetzt an dem allgemeinen Vorkommen der Richtungs-Kerntheilung, wenn ich so sagen darf, bei den Insekten um so weniger zu zweifeln, als Blochmann in seinem neuesten Beitrag zur Kenntniss dieser Verhältnisse den Nachweis bringt, dass auch bei den Blattläusen Richtungskörper gebildet werden. Er untersuchte die Wintereier von Aphis aceris und stellte fest, dass die-

---

1) F. Stuhlmann, „Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an Insekten, Spinnen, Myriapoden und Peripatus", Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. Br., Bd. I, p. 101.

selben zwei Richtungskörper successive von sich abschnüren. Auch bei den viviparen Aphiden konnte er einen Richtungskörper auf dünnen Schnitten nachweisen, wenn er auch dessen „Entstehung noch nicht in allen Phasen verfolgen konnte“. Derselbe bleibt, wie es scheint, hier ausnahmsweise lang erhalten und lässt sich noch nachweisen, wenn das Blastoderm schon gebildet ist, ja manchmal auch dann, „wenn die Entwicklung weiter fortgeschritten ist“. Geübte Beobachter der neuesten Zeit wie Will und Witlaczil hatten bisher an den parthenogenetischen Eiern der Blattläuse keine Richtungskörper auffinden können, und der jetzt von Blochmann erbrachte Beweis ihrer Existenz scheint mir schon deshalb von grossem Werth, weil man gerade hier bei den in vieler Beziehung so ungewöhnlich reducirten Eiern der Aphiden, bei denen z. B. der primäre Dotter und die Eischale gänzlich fehlen, am ersten auch einen Wegfall der Bildung von Richtungskörperchen hätte erwarten können, falls dieselben keine oder nur eine untergeordnete Bedeutung besässen.

Ihre Anwesenheit bei Aphiden bestätigt von Neuem ihre hohe physiologische Bedeutung. Für die hier behandelte Hauptfrage aber haben diese Beobachtungen dadurch besonderes Interesse, dass bei den „parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Aphis nur ein Richtungskörper“ gefunden wurde, während „bei den befruchteten normaler Weise zwei entstehen“. Mit Recht findet der Verfasser „dieses Ergebniss auffallend übereinstimmend mit den „von mir gewonnenen“ Resultaten bei den Sommereiern verschiedener Daphniden“ und knüpft da-

ran die Bemerkung, „es wäre von grossem Interesse zu wissen, ob dabei ein allgemeines Gesetz vorliegt". Darauf kann ich nun antworten: Dieses Gesetz liegt in der That vor. Nicht nur bei den parthenogenetischen Eiern der Daphniden, sondern, wie ich jetzt hinzufügen kann, auch der Ostracoden und Rotatorien [1]) wird nur ein primärer Richtungskörper gebildet, bei allen zur Befruchtung bestimmten Eiern aber deren zwei.

Ehe ich weitergehe zu den Schlüssen, welche aus dieser Thatsache zu ziehen sind, möchte ich gleich eine Schwierigkeit beseitigen, die denselben scheinbar diejenigen Eier bereiten, welche fakultativ befruchtungsbedürftig sind oder auch fähig zu parthenogenetischer Entwicklung. Bekanntlich ist dies bei den Bieneneiern der Fall. Man könnte einwerfen, dass ein und dasselbe Ei nur für die eine der beiden Entwicklungsarten bereit sein könne; entweder liege die Fähigkeit in ihm, zwei successive Kerntheilungen bei seiner Reifung einzugehen,

---

1) Bei den Sommereiern von Rotatorien haben Ischikawa und ich ein Richtungskörperchen beobachtet und konnten unzweifelhaft feststellen, dass ein zweites nicht gebildet wird. Die Richtungsspindel war schon von Tessin beobachtet worden, und Billet hatte Polkörperchen bei Philodina beobachtet, ohne indessen auf die Zahl derselben Werth zu legen. Alle diese Beobachtungen waren freilich keine sicheren Beweise für die Bildung von Richtungskörpern bei parthenogenetischen Eiern, solange es nicht feststand, dass die Sommereier der Rotatorien sich parthenogenetisch oder nur parthenogenetisch entwickeln. Jetzt — nachdem wir einmal wissen, dass parthenogenetische Eier nur einen Richtungskörper ausstossen, dürfte man freilich auch den Rückschluss machen und schliessen, da das Sommerei von Rotatorien (Lacinularia) nur einen Richtungskörper ausstiess, muss es ein parthenogenetisches Ei gewesen sein. Es ist uns indessen gelungen, auch die Parthenogenese der Räderthiere direkt nachzuweisen, wie andern Orts gezeigt werden soll.

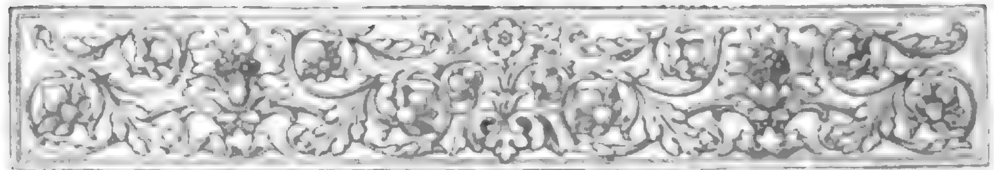
und dann werde es dadurch befruchtungsbedürftig, oder es liege in ihm, nur eine solche Theilung einzugehen und also nur ein Richtungskörperchen zu bilden, und dann sei es zu parthenogenetischer Entwicklung fähig. Es ist nun aber bei der Biene nicht zweifelhaft — wie ich in jener Abhandlung über das Wesen der Parthenogenese hervorhob —, dass dieselben Eier sich parthenogenetisch entwickeln, welche unter anderen Umständen befruchtet worden wären. Die Versuche von Bessels[1]), der junge Königinnen flügellahm machte und dadurch von der Begattung ausschloss, haben gezeigt, dass alle Eier, welche ein solches Weibchen legte, nur Drohnen lieferten, d. h. Männchen, welche bekanntlich aus parthenogenetischer Entwicklung hervorgehen. Andrerseits aber haben die Bienenzüchter längst festgestellt, dass junge Königinnen, welche normaler Weise begattet wurden, lange Zeit hindurch nur Eier legen, aus denen Weibchen kommen, d. h. welche befruchtet waren. Dieselben Eier also (die untersten in den Eiröhren des Ovariums), welche bei den flügellahmen Weibchen sich parthenogenetisch entwickelten, werden bei normal begatteten Weibchen befruchtet, und es erhebt sich die Frage, auf welche Weise die Eier im Stande sind, sich den Umständen anzupassen, zwei Richtungskörper auszustossen, wenn sie befruchtet werden sollen, nur einen, wenn die Befruchtung ausbleibt.

Die Frage ist indessen vielleicht nicht so schwer zu

1) E. Bessels, „Die Landois'sche Theorie, widerlegt durch das Experiment". Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 18, p. 124. 1868.

lösen, als es scheint. Wenn man annehmen dürfte, dass in solchen fakultativ befruchtungsbedürftigen Eiern das zweite Polkörperchen erst dann ausgestossen wird, wenn ein Spermatozoon ins Ei eingedrungen ist, so würde die Erklärung gegeben sein, warum es sich beim Ausbleiben der Befruchtung parthenogenetisch entwickeln kann. Nun wissen wir ja allerdings durch Oscar Hertwig und Fol, dass bei den Eiern von Echinus die beiden Richtungskörper schon im Ovarium gebildet werden, also völlig unabhängig von der Befruchtung, allein in diesem und in anderen ähnlichen Fällen findet eben auch niemals parthenogenetische Entwicklung des Eies statt. Es liegen aber andere Beobachtungen vor, welche darauf hinweisen, dass wohl der erste, nicht aber der zweite Richtungskörper vor dem Eindringen des Spermatozoons gebildet wird. An völlig beweisenden Beobachtungen fehlt es zwar begreiflicher Weise, da kein Grund vorlag, so scharf zwischen erstem und zweitem Richtungskörper zu unterscheiden, aber bei zahlreichen Eiern scheint doch der zweite Polkörper stets erst auszutreten, wenn das Spermatozoon eingedrungen ist, und noch der jüngste Beobachter des Froscheies, O. Schultze, sah am unbefruchteten Ei nur das erste Polkörperchen hervortreten, wenn auch allerdings eine zweite Kernspindel sich bildete, das zweite Körperchen aber trat erst nach erfolgter Besamung aus dem Ei hervor. So liegt denn der Gedanke nahe, es möchte bei dem grössten Theil der thierischen Eier auch die Bildung des zweiten Richtungskörpers eine reine „Reifungserscheinung“ des Eies und unabhängig von Besamung sein, bei einem Theil derselben,

besonders bei den Eiern der Arthropoden, erfolge die Bildung der zweiten Richtungsspindel erst auf den Reiz eines eingedrungenen Spermatozoon. Man würde — falls sich diese Vermuthung bestätigen sollte — begreifen können, warum gerade in bestimmten Thierklassen überall da Parthenogenese vorkommt, wo es die äusseren Lebensverhältnisse wünschenswerth erscheinen lassen, und ferner, warum bei so manchen Arten von Insekten sporadische Parthenogenese beobachtet wird, d. h. parthenogenetische Entwicklung einzelner Eier (Schmetterlinge). Kleine individuelle Verschiedenheiten in der Leichtigkeit, mit welcher die zweite Richtungsspindel unabhängig von Besamung gebildet wird, würden hier den Ausschlag geben, ob ein Ei zur Parthenogenese befähigt ist oder nicht. Sobald aber einmal die zweite Richtungsspindel gebildet ist, wird Parthenogenese ausgeschlossen sein, denn Richtungsspindel und Furchungsspindel sind zwei ganz verschiedene Dinge, und trotzdem sie die gleiche Menge und Art des Keimplasmas enthalten, so wird eine Umwandlung der einen in die andere dennoch kaum stattfinden können. Der folgende Abschnitt wird dies zeigen.



II. Die Bedeutung des zweiten Richtungskörpers.

Ueber die physiologische Bedeutung des ersten Richtungskörpers, oder besser der ersten Theilung des Keimbläschens wurde oben schon gesprochen und dieselbe als die Entfernung der mit der Reifung des Eies überflüssig und hinderlich gewordenen „ovogenen“ Kernsubstanz bezeichnet. In der That wüsste ich nicht, welch' anderen Sinn man diesem Vorgang unterlegen wollte, nachdem wir nun wissen, dass diese erste Theilung des Kerns sowohl den befruchtungsbedürftigen, als den parthenogenetischen Eiern zukommt. Es muss dadurch ein Theil des Kerns aus dem Ei entfernt werden, der beiden Eiarten bis zur Vollendung ihres Wachsthums nothwendig war und der dann überflüssig und zugleich hinderlich wird. Sehr interessant scheinen mir in dieser Beziehung die Beobachtungen von Blochmann[1]) an den Eiern von Musca vomitoria. Hier finden zwar die beiden successiven Theilungen des zur Kernspindel umgewandelten Keimbläschens statt, aber es werden nicht eigentliche Richtungskörper gebildet, sondern die beiden ihnen ent-

1) a. a. O. p. 110.

sprechenden Kerne, von denen der eine sich nochmals theilt, lagern sich nur auf die Oberfläche des Eies, allerdings „umgeben von einem Hofe dotterfreien Plasma's", um später zu zerfallen. Es kommt also offenbar wesentlich darauf an, den Einfluss des Kernplasmas, welches in den Richtungskernen vom Eikern abgetrennt wird, auf die Eizelle zu eliminiren, mag dies nun durch eine förmliche Zelltheilung geschehen, wie es die Regel ist bei der grossen Mehrzahl thierischer Eier, oder nur durch die Theilung und Beiseiteschaffung des Kernes allein. Gewiss liegt im Vorkommen des letzteren Modus „noch ein weiterer Beweis für die Wichtigkeit des Vorgangs in physiologischer Beziehung" und dies, zusammengenommen mit der Allgemeinheit des Vorkommens bei allen Eiern, parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen, zwingt dazu, ihm eine bestimmte Bedeutung beizulegen. Keine der verschiedenen Erklärungsversuche von der Bedeutung der Richtungskörper im Allgemeinen passt aber auf diesen ersten, ausser der von mir versuchten.

Anders steht es mit der Bedeutung der zweiten Kerntheilung oder des zweiten Richtungskörpers. Hier wäre die Möglichkeit gegeben, zur Ansicht Minot's, Balfour's und E. von Beneden's zurückzukehren, und in der Entfernung dieses Kerntheils die Entfernung des männlichen Theils der vorher zwitterigen Eizelle zu sehen. Der zweite Richtungskörper wird ja nur dann ausgestossen, wenn das Ei befruchtet werden soll, und es könnte ja auf den ersten Blick ganz plausibel erscheinen, dass diese Herrichtung des Eies zur Befruchtung auf der Weiblichmachung desselben beruhe. Ich glaube indessen

nicht, dass dem so ist, und bin der Meinung, dass dieser Vorgang einen ganz andern und viel tieferen Sinn hat.

Wie soll man sich denn überhaupt dieses vorherige Zwitterthum der Eizelle und das nachherige Weiblichwerden vorstellen? Was ist denn die Essenz, das Wesen der Weiblichkeit oder der Männlichkeit? Wir kennen weibliche und männliche Individuen bei den thierischen und pflanzlichen Arten. Die Unterschiede derselben beruhen theils darauf, dass sie verschieden geartete Fortpflanzungszellen hervorbringen, theils sind sie sekundärer Natur und stellen Anpassungen des Organismus an die Funktionen der Fortpflanzung dar, sind bestimmt, das andere Geschlecht anzulocken, oder das Zusammentreffen der beiderlei Fortpflanzungszellen zu sichern, oder schliesslich auch die Entwicklung des befruchteten Eies zu ermöglichen, unter Umständen dieselbe bis zum Heranwachsen des Kindes zu leiten. Aber alle diese Unterschiede — mögen sie noch so gross sein — berühren doch nicht die Wesenheit des Organismus in ihren letzten Grundlagen. Die Blutzellen des Weibes und des Mannes sind dieselben, die Nerven- und Muskelzellen ebenso, und selbst die Sexualzellen, so verschieden sie sind an Grösse, Aussehen und meist auch an Beweglichkeit, müssen doch dieselbe fundamentale Substanz enthalten, dasselbe Idioplasma, welches es mit sich bringt, dass von der weiblichen Keimzelle ebenso gut die männlichen, als die weiblichen Eigenschaften der mütterlichen Vorfahrenlinie vererbt werden, und von der männlichen ebenso gut die weiblichen, als die männlichen Eigenschaften der väterlichen Vorfahrenlinie. Die Kern-

substanz ist es also nicht, die geschlechtlich differenzirt ist.

Ich habe früher schon darauf hingewiesen, dass in der eben erwähnten Vererbungsthatsache eine Widerlegung der Minot'schen Theorie liegt, da ja von der Eizelle auch männliche Eigenschaften vererbt werden, und Strasburger[1]) hat denselben Einwurf geltend gemacht. Ich halte ihn für endgültig entscheidend, denn er entzieht der Theorie jede mögliche Ausflucht. Eine solche stand offen, solange man noch nicht wusste, dass der wesentliche Theil des Richtungskörperchens Kernsubstanz ist, und dass diese die Bedeutung von Idioplasma, von Vererbungssubstanz besitzt. Man hätte ja vielleicht sagen können, die Männlichkeit, welche aus dem Ei entfernt werde, bestehe nur in einem Zustand, etwa vergleichbar der Ladung mit positiver oder negativer Elektricität, und dieser Zustand sei an die Substanz des Richtungskörpers gebunden, dessen Entfernung eben nur als Träger dieses unbekannten Etwas Bedeutung habe. Ich möchte übrigens eine so unklare Vorstellung keinem der Forscher in die Schuhe schieben, die sich der Minot'schen Theorie angeschlossen haben. Sollte aber auch Jemand bereit sein, dieselbe anzunehmen, er würde damit Nichts mehr ausrichten, er würde dadurch nicht in den Stand gesetzt, die Theorie noch über Wasser zu halten, denn wir wissen jetzt, dass Kernsubstanz mit dem Richtungskörper entfernt wird, und

---

1) Strasburger „Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage einer Theorie der Zeugung", Jena 1884.

dies verlangt eine Erklärung, die von dieser Theorie aus nicht mehr gegeben werden kann, sobald die ausgestossene Kernsubstanz nicht blos indifferenter Träger des unbekannten „Princips" der Männlichkeit ist, sondern Vererbungssubstanz. Ich glaube deshalb, dass die Minot-Balfour-van Beneden'sche Hypothese, ein so geistreicher und zur Zeit ihrer Aufstellung auch berechtigter Versuch sie gewesen, doch endgültig aufgegeben werden muss.

Meine Ansicht über die Bedeutung des zweiten Richtungskörpers ist kurz gesagt die, dass dadurch eine Reduktion des Keimplasma's erzielt wird, nicht blos an Masse, sondern vor Allem an Complikation der Zusammensetzung. Es wird durch diese zweite Kerntheilung die übermässige Anhäufung verschiedenartiger Vererbungs-Tendenzen oder Keimplasma-Arten verhindert, welche sonst nothwendig durch die Befruchtung eintreten müsste. Mit dem Richtungskern werden ebenso viele verschiedene Idioplasma-Arten aus dem Ei entfernt, als nachher durch den Spermakern wieder in dasselbe eingeführt werden, und es dient also diese zweite Theilung des Eikerns dazu, die Zahl der verschiedenen Idioplasma-Arten, welche das Keimplasma zusammensetzen im Laufe der Generationen immer auf derselben Höhe zu halten.

Um dies verständlich zu machen, bedarf es noch einer kurzen Auseinandersetzung.

Aus der ganzen glänzenden Reihe von Untersuchungen über den Befruchtungs-Vorgang, welche mit

Auerbach und Bütschli begann und durch Hertwig, Fol und Strasburger bis zu von Beneden hinzieht, viele andere verdiente Namen noch einschliessend, aus diesen allen und aus den theoretischen Erwägungen, wie sie von Pflüger, Nägeli und von mir selbst mit in die Wagschale gelegt wurden, geht jedenfalls das Eine mit Sicherheit hervor, dass es eine Vererbungssubstanz giebt, d. h. einen materiellen Träger der Vererbungstendenzen, und dass dieser in der Kernsubstanz der Keimzelle enthalten ist und zwar in demjenigen Theil derselben, welcher den Kernfaden bildet und welcher zu gewissen Perioden in der Gestalt von Schleifen oder Stäbchen erscheint. Weiter darf behauptet werden, dass die Befruchtung auf einer Aneinanderlagerung einer gleichen Anzahl väterlicher und mütterlicher Kernschleifen besteht, welche auf diese Weise den Furchungskern zusammensetzen. Es kommt hier nicht darauf an, ob die väterlichen und mütterlichen Kernschleifen früher oder später mit einander verschmelzen, oder ob sie getrennt bleiben, wesentlich für die hier anzustellenden Erwägungen ist nur, dass die vom Vater und von der Mutter stammende Vererbungssubstanz an Masse ganz oder nahezu gleich ist. Wenn nun die Keimzellen des Kindes die vereinigten Keimplasmen der Aeltern enthalten, und dabei die Masse des Keimplasma's in der einzelnen Keimzelle dieselbe bleiben soll, wie bei den Aeltern, so wird also nur halb so viel väterliches Keimplasma in den Keimzellen des Kindes enthalten sein, wie in der Keimzelle des Vaters enthalten war, und nur halb so viel mütter-

liches, als in der Keimzelle der Mutter enthalten war. Das ist ja die allbekannte Rechnung der Thierzüchter, welche nur statt Keimplasma „Blut" sagen. Der Sprössling hat zur Hälfte väterliches, zur andern Hälfte mütterliches „Blut", der Enkel enthält $^{1}/_{4}$ Blut vom mütterlichen Grossvater, $^{1}/_{4}$ von der mütterlichen Grossmutter u. s. w.

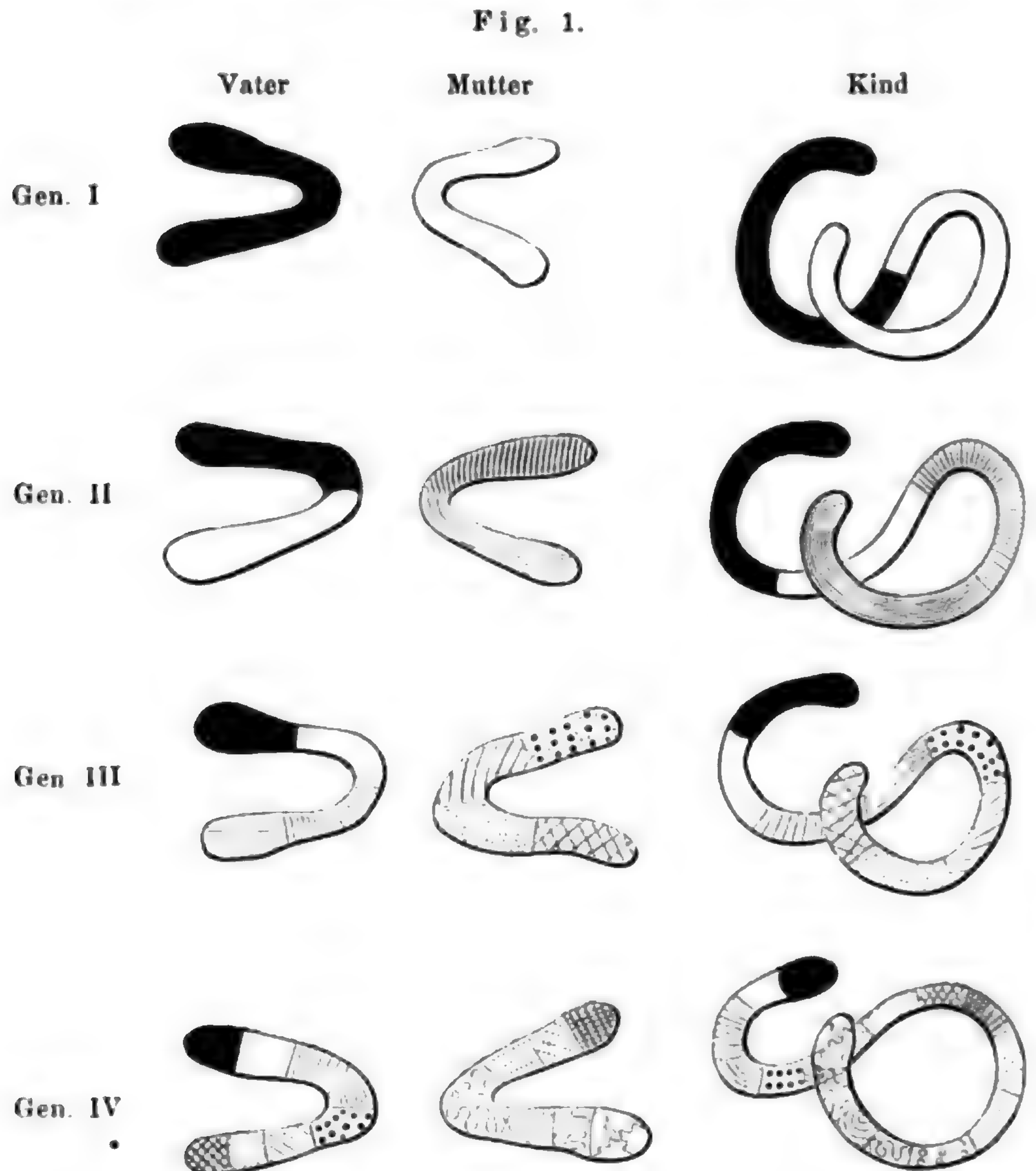
Stellen wir uns nun einmal vor, die geschlechtliche Fortpflanzung sei eben erst in die Thierwelt eingeführt worden und bisher habe nur ungeschlechtliche Fortpflanzung geherrscht, so muss das Keimplasma der ersten Generation einer Art, die beginnt sich geschlechtlich fortzupflanzen, noch völlig gleichartig sein; es muss bestehen aus vielen kleinsten Einheiten der Vererbungssubstanz, von denen jede der andern ganz gleich ist und von denen jede die Tendenz in sich trägt, unter gewissen Verhältnissen die gesammten Eigenschaften des Alters auf einen neuen (kindlichen) Organismus zu übertragen. In den Kindern dieser ersten geschlechtlich sich fortpflanzenden Generation werden sich die beiden älterlichen Keimplasmen vereinigen, und in jeder Keimzelle, welche diese geschlechtlich erzeugte Generation hervorbringt, werden nun zwei Arten von Keimplasma enthalten sein: väterliches und mütterliches, aber jedes nur in halber Menge, wenn die Gesammtmenge des Keimplasma's das einmal bestimmte Mass einhalten soll; jedes der beiden Ahnenplasmen, wie ich es einfach bezeichnen will, wird also nur durch halb so viel Keimplasma-Einheiten vertreten sein, als in den älterlichen Keimzellen.

In der dritten Generation treten mit der Befruchtung zwei neue Ahnenplasmen zu den zwei schon vorhandenen hinzu, und in den Keimzellen dieser Generation müssen vier verschiedene Ahnenplasmen enthalten sein, von denen aber jede nur ein Viertel der Gesammtmasse ausmacht. In jeder folgenden Generation verdoppelt sich die Zahl der Ahnenplasmen, während ihre Masse halbirt wird. So wird in der vierten Generation jedes der 16 Ahnenplasmen nur $^1/_{16}$ der Gesammtmasse ausmachen, in der fünften jedes der 32 Ahnenplasmen nur $^1/_{32}$ u. s. f. Das Keimplasma der zehnten Generation würde aus 1024 verschiedenen Ahnenplasmen zusammengesetzt sein, das der n^ten^ aus n^2. Schon in der zehnten Generation also würde jedes einzelne Ahnenplasma nur noch den 1024^ten^ Theil der Gesammtmasse des in einer einzelnen Keimzelle enthaltenen Keimplasma's bilden können. Wir wissen Nichts darüber, wie lange dieser Theilungsprocess der Ahnen-Keimplasmen sich fortsetzen kann, aber wenn er sich auch bis zur äussersten möglichen Grenze fortgesetzt hätte, soweit, dass jedes Ahnenplasma nur noch durch eine einzige Keimplasma-Einheit mehr vertreten war, zuletzt musste doch ein Zeitpunkt kommen, von dem ab eine weitere Halbirung nicht mehr möglich war, weil eben Einheiten ihrem Begriff nach nicht mehr theilbar sind; d. h. nicht mehr theilbar, ohne ihre Natur als Vererbungssubstanz zu verlieren.

Das umstehende Schema sucht dies anschaulich zu machen. In Generation I ist väterliches und mütterliches Keimplasma noch völlig homogen und enthält noch keine differenten Vererbungsqualitäten; das Keimplasma

des Kindes aber enthält zu gleichen Theilen zwei Arten von Keimplasma. In der zweiten Generation vereinigt sich dieses kindliche Keimplasma mit einem von anderen

Fig. 1.



Eltern abstammenden, aber ebenfalls nur aus zwei Ahnenplasmen zusammengesetzten Keimplasma und die daraus hervorgehende dritte Generation beherbergt nun in ihren Keimzellen vier verschiedene Ahnenplasmen u. s. w. Das

Schema reicht nur bis zum Kind der vierten Generation, dessen Keimzellen also 16 verschiedene Ahnenplasmen enthalten. Wenn wir uns aber vorstellen, die Keimplasma-Einheiten seien so gross, dass nur 16 in dem Kernfaden Platz hätten, dann würde also die Grenze der Theilbarkeit mit der fünften Generation schon erreicht sein und eine weitere Halbirung der Ahnenplasmen wäre unmöglich.

Mögen nun aber die Einheiten in Wirklichkeit noch so klein sein, so ist doch nicht zu zweifeln, dass die Grenze der Halbirungsmöglichkeit bei allen heute lebenden Arten längst erreicht ist, da von allen angenommen werden muss, dass sie sich nicht erst seit zehn oder hundert Generationen auf geschlechtlichem Wege fortpflanzen. *Sie müssen alle schon so viele verschiedene Ahnen-Keimplasmen enthalten*, als sie überhaupt zu enthalten fähig sind, und es entsteht also die Frage, *wie denn nun heute die geschlechtliche Fortpflanzung vor sich gehen kann, ohne dass die Masse des Keimplasma's, welches zu einer Keimzelle gehört, sich mit jeder neuen Generation verdoppelt?*

Darauf giebt es nur *eine* Antwort, welche lautet: *durch eine in jeder Generation sich wiederholende Reduktion der Zahl der Ahnenplasmen.*

Das *muss* so sein; fraglich ist nur, wie und zu welcher Zeit diese postulirte Reduktion zu Stande kommt.

Da das Keimplasma nach unserer Anschauung im

Kern seinen Sitz hat, so kann die geforderte Reduktion also nur durch Kerntheilung sich vollziehen, und es muss, ganz abgesehen davon, was allenfalls davon schon beobachtet sein möchte, behauptet werden, es müsse eine Art der Kerntheilung geben, durch welche die im Mutterkern enthaltenen Ahnenplasmen dergestalt auf die Tochterkerne vertheilt werden, dass jedem Tochterkern nur die halbe Zahl derselben zukomme. Nach Roux's[1]) scharfsinniger Darlegung brauchen wir wohl nicht mehr zu zweifeln, dass die so ungemein umständliche und verwickelte karyokinetische Kerntheilung, wie man sie bisher kannte, als ein Mittel angesehen werden muss, „den Kern nicht blos seiner Masse, sondern auch der Masse und Beschaffenheit seiner einzelnen Qualitäten nach zu theilen.“ In der unendlichen Mehrzahl der Fälle handelt es sich offenbar darum, eine möglichst gleichmässige Vertheilung der Kernsubstanz in die Tochterkerne zu bewirken, und zwar in dem Sinn, dass jede „differente Qualität“, die im Mutterkern enthalten ist, auf jede der beiden Tochterkerne übergeht. Diese Auslegung der gewöhnlichen Karyokinese ist nicht so unsicher, als sie vielleicht auf den ersten Blick erscheint. Freilich können wir die Ahnenplasmen nicht direkt sehen, oder wissen wenigstens nicht, welche und wie grosse Theile des Kernfadens wir dafür ansprechen müssen, allein wenn die Längsspaltung der Kernschleifen, solange sie in der Aequatorialebne der Kernspindel liegen, wie sie Flemming zuerst entdeckte, überhaupt einen Sinn haben

1) Wilhelm Roux „Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren“, Leipzig 1884.

soll, so kann es nur der einer möglichst gleichen Theilung und Vertheilung der kleinsten verschiedenartigen Elemente des Kernfadens sein. Es ist ja festgestellt, dass die beiden Spalthälften der Schleifen niemals in den gleichen Tochterkern wandern, sondern die eine in diesen, die andere in den anderen. Nicht um eine der Masse nach absolut gleiche Theilung des Kerns kann es sich also dabei handeln, sondern darum, dass gewisse verschiedene Qualitäten des Kernfadens alle ohne Ausnahme beiden Tochterkernen zukommen. Diese verschiedenen Qualitäten sind aber eben nichts Anderes, als das, was ich Ahnenplasmen genannt habe, die Keimplasmen der verschiedenen Vorfahren, welche in grosser Zahl, aber ein jedes nur in geringer Menge im Kernfaden enthalten sein müssen. Die grosse Zahl wird nicht nur durch die Vererbungserscheinungen gefordert, sondern sie geht auch aus der relativ bedeutenden Gesammtlänge des Kernfadens hervor; die geringe Masse des einzelnen folgt daraus. Beide zusammen aber lassen auf eine im Ganzen lineare Anordnung der Ahnenplasmen in den dünnen, fadenförmigen Kernschleifen schliessen, und die Thatsache der Längsspaltung dieser Schleifen scheint mir nahezu ein Beweis für diese Art der Anordnung zu sein, indem eben nur unter dieser Voraussetzung der Vorgang einen Sinn hat.

So steht es mit der Art der Karyokinese, welche noch bis vor Kurzem allein zur Beobachtung gekommen war. Wenn aber die postulirte Reduktionstheilung wirklich existirt, dann muss noch eine andere Art der Karyo-

kinese vorkommen, bei welcher die primären Kernschleifen des Aequators nicht gespalten werden, sondern ungetheilt sich in zwei Gruppen scheiden, von denen jede einen der beiden Tochterkerne bildet. Dann hätten wir die verlangte Herabsetzung der Zahl der Ahnenplasmen, indem jeder Tochterkern nur die Hälfte der Gesammtzahl des Mutterkerns erhielte.

Dieser zweite Modus der Karyokinese muss nun nicht blos existiren, sondern er ist wohl bereits beobachtet und nur noch nicht in diesem Sinn gedeutet worden.

Hierher wird schon E. von Beneden's[1]) Beobachtung an dem Ei von Ascaris megalocephala zu rechnen sein, ich meine seine Angabe, dass die Theilung des Kerns bei Bildung des Richtungskörpers von dem gewöhnlichen Schema der Karyokinese abweiche, indem die Theilungsebne hier senkrecht auf der gewöhnlichen Theilungsebne stehe. Carnoy[2]) hat später diese Angabe ihrem Hauptinhalt nach bestätigt und noch hinzugefügt, dass von den acht Kernschleifen, welche im Aequator der Spindel sich zusammenfinden, vier mit dem ersten Polkörper entfernt werden, und von den vier im Ei zurückbleibenden wiederum die Hälfte, also zwei mit dem zweiten Richtungskörper. Schon in der ersten dieser beiden Theilungen müsste eine Reduktionstheilung ge-

---

1) E. von Beneden „Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire", Gand et Leipzig, Paris 1883.

2) J. B. Carnoy „La Cytodiérèse de l'oeuf, la vésicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris megalocephala", Louvain, Gand, Lierre 1886.

sehen werden, falls es sicher wäre, dass jede der acht Kernschleifen aus verschiedenem Ahnenplasma bestände. Dies ist nun aber nicht anzunehmen, wenn es auch **direkt** nicht zu widerlegen ist, insofern wir die Ahnenplasmen nicht sehen können. Trotzdem aber muss behauptet werden, dass die Entfernung der ersten vier Schleifen eine Verminderung des Kerns in seiner Ahnenplasmen-Zahl nicht bedeuten könne, weil — wie bereits gesagt wurde — eine zweimalige Halbirung der Ahnenplasmen-Zahl nicht denkbar ist, und weil dieser erste Richtungskörper auch den parthenogenetischen Eiern zukommt, bei denen eine solche Halbirung überhaupt nicht stattfinden kann. Der karyokinetische Vorgang lässt sich aber auch vollkommen gut als Abspaltung des ovogenen Kernplasma's auffassen, denn wir wissen durch die Beobachtungen **Flemming's** und **Carnoy's**, dass unter Umständen noch nachträgliche Spaltungen und damit Verdoppelungen der Kernschleifen vorkommen, d. h. solche, die erst an dem Material der Tochterkerne ablaufen. Dies beweist aber, meines Erachtens, dass es Kerne giebt, in welchen **dieselben** Ahnenplasmen doppelt, d. h. in zwei verschiedenen Schleifen vorkommen. Solche in Bezug auf ihre Zusammensetzung aus Ahnenplasmen „**identische** Schleifen" können aber sehr wohl verschiedene ontogenetische Stufen dieser Idioplasmen enthalten, und das wird hier der Fall sein, wenn vier Schleifen der ersten Kernspindel als ovogenes, die vier anderen als Keimplasma aufgefasst werden müssen. Die Theilung der ersten Richtungsspindel wird somit nicht als Reduktionstheilung angesehen werden

dürfen, sondern als eine Aequationstheilung [1]) ganz analog derjenigen, welche nach meiner Auffassung den Aufbau des Embryo leiten. Dies würde geradezu bewiesen sein, wenn es gelänge, nachzuweisen, dass die acht Schleifen der Richtungsspindel durch Längsspaltung aus nur vier primären Schleifen entstanden wären, denn die Längsspaltung des Kernfadens ist ja eben gerade das Mittel, um die verschiedenen ontogenetischen Stufen des Idioplasmas (der Kernsubstanz) von einander zu trennen, ohne dass dabei zugleich eine Verminderung der Ahnenplasmen in den Tochterkernen eintritt. So habe ich früher schon zu zeigen versucht, dass die ontogenetische Entwicklung des Eies mit einer stufenweisen, von Theilung zu Theilung vorschreitenden Umwandlung des Kernplasma's verbunden sein muss, und dies wird zwar keineswegs immer, aber doch sehr häufig in der Weise geschehen, dass differente Qualitäten des Kernplasma's durch die Kerntheilung von einander getrennt werden. Gleich wird das Kernplasma der Tochterkerne sein, wenn die beiden Tochterzellen entsprechende Theile des Embryo's potentia enthalten, wie z. B. die beiden ersten Furchungszellen des Froscheies, welche nach Roux [2]) der rechten und linken Hälfte des Thieres entsprechen; ungleich aber muss es sein, wenn die Theilungshälften verschiedenartige Theile des Embryo's aus sich entwickeln. In beiden Fällen aber verläuft die Karyokinese mit Längsspaltung der Kernfäden und wir dürfen daraus schliessen — was übrigens auch durch die Ver-

1) In dem S. 42 dargelegten Sinn.

2) Wilhelm Roux „Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo", Nr. 3, Breslauer ärztliche Zeitschrift, 1885, S. 45.

erbungserscheinungen bestätigt wird — dass alle diese Kerne, mögen sie die gleiche oder eine verschiedene ontogenetische Umwandlung des Kernplasmas eingegangen sein, doch in ihrem Gehalt an Ahnenplasmen gleich sind. Während der ganzen Furchung des Eies und dem gesammten Aufbau des Embryos müssen sämmtliche Ahnenplasmen, welche im Keimplasma der befruchteten Eizelle vorhanden gewesen waren, auch in jeder der folgenden Zellen noch enthalten bleiben.

Somit steht nichts der Auffassung im Wege, in den vier Schleifen des ersten Richtungskörpers das ovogene Kernplasma zu sehen, d. h. ein durch sämmtliche Ahnenplasmen vertretenes, aber auf einer vorgeschrittenen, specialisirten ontogenetischen Stufe befindliches Idioplasma.

In der Ausstossung des zweiten Richtungskörpers aber wird mit Recht eine Reduktionstheilung erblickt werden, durch welche die Hälfte der verschiedenen Ahnen-Keimplasmen in Gestalt von zwei Kernschleifen ausgestossen würde. Denn anzunehmen, dass die vier Schleifen der zweiten Richtungsspindel paarweise identisch wären, dazu liegt kein Grund vor, vielmehr fordern schon die Thatsachen der Vererbung, dass eine möglichst grosse Anzahl von Ahnenplasmen im Keimplasma jeder Keimzelle angehäuft ist, und dass somit die mehrfache Zahl der Schleifen hier nicht blos eine Vermehrung der Masse bedeutet, sondern eine Vervielfachung der Zahl differenter Ahnenplasmen. Ist dieser Schluss richtig, dann kann kein Zweifel daran sein, dass die zweite Theilung des Eikerns eine Reduktionstheilung in dem oben angegebenen Sinne ist.

Es liegen aber noch andere Beobachtungen vor, die, wenn sie völlig richtig sind, ebenfalls als Reduktionstheilungen aufzufassen wären. Es sind dies alle jene Fälle, in welchen entweder die Längsspaltung der Kernschleifen ganz unterbleibt, oder aber erst eintritt, nachdem die Schleifen bereits den Aequator der Spindel verlassen haben und den beiden Polen zustreben. Beides ist für die hier behandelte Frage gleichbedeutend, denn in beiden Fällen gelangt nur die halbe Zahl der primären Kernschleifen nach den beiden Polen. Vorausgesetzt also, dass die primären Schleifen nicht zum Theil identisch waren, müssen dann die beiden Tochterkerne nur die Hälfte der Zahl von Ahnenplasmen enthalten, welche der Mutterkern enthielt. Ob sich die Schleifen dann auf dem Weg nach den Polen, oder auch erst am Pol durch Spaltung verdoppeln, das ist für die in ihnen enthaltene Zahl differenter Ahnenplasmen gleichgültig, denn diese wird davon nicht weiter berührt, sie kann weder zu-, noch abnehmen, nur die Masse der verschiedenen Ahnenplasmen kann dadurch vermehrt werden. Ich beziehe mich hier auf Beobachtungen von Carnoy[1]), angestellt an den Samenbildungszellen verschiedener Arthropoden. Wenn freilich die Vermuthung Flemmings[2]) sich bestätigte, dass bei allen diesen Beobachtungen übersehen worden sei, dass die Schleifen des Aequators gar keine primären Schleifen sind, sondern sekundäre, ent-

1) Carnoy, „La Cytodiérèse chez les Arthropodes". Louvain, Gand. Lierre 1885.

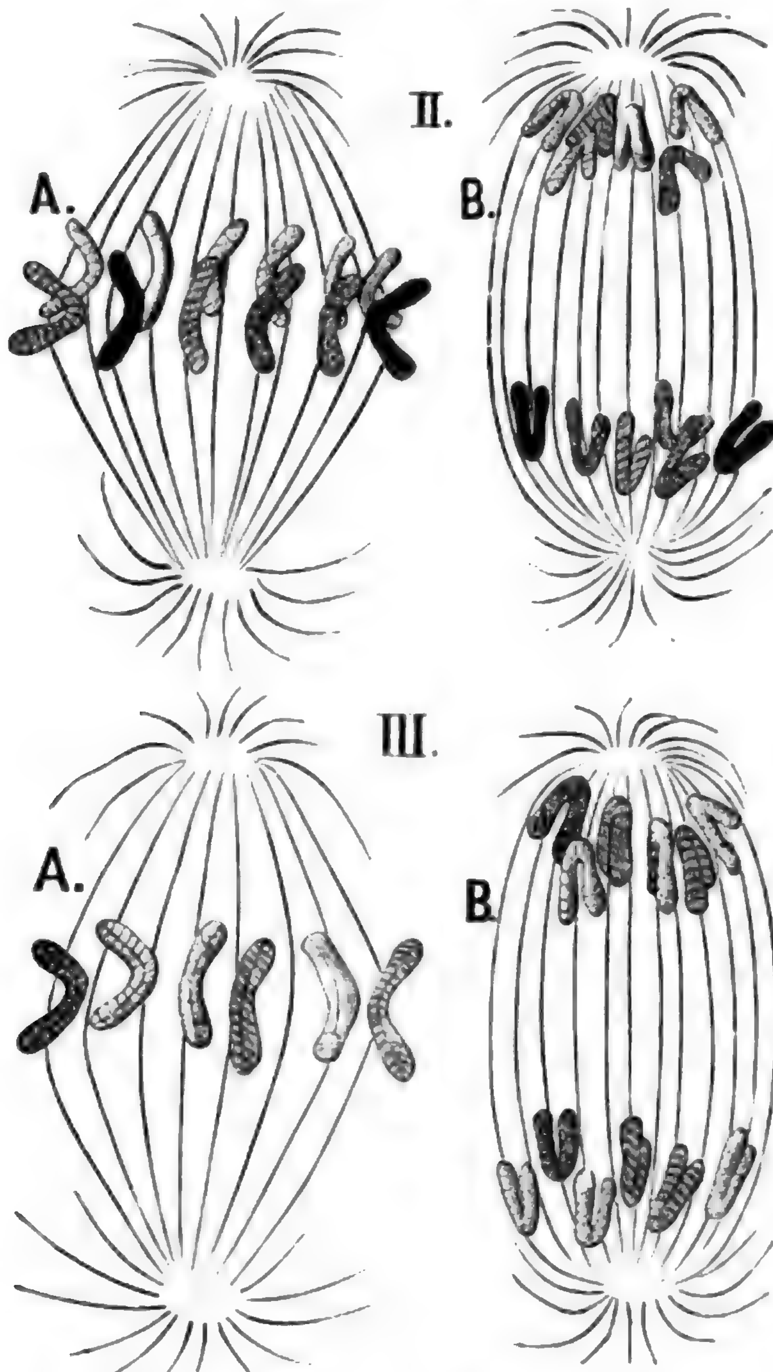
2) Flemming, „Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle" in Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887.

standen durch Längsspaltung des Kernfadens in früheren Stadien der Kinese, dann dürften sie nicht als Reduktionstheilungen aufgefasst werden. Darüber können nun nur neue Untersuchungen entscheiden. So viel Vortreffliches auch auf dem Gebiet der Karyokinese schon geleistet worden ist, so fehlt doch noch sehr Vieles bis zu vollständiger Erkenntniss, und bei den grossen Schwierigkeiten, welche besonders die Kleinheit des Objektes der Beobachtung entgegenstellt, ist dies auch wahrlich nicht zu verwundern. Gerade die neuesten Mittheilungen Flemming's liefern wieder den Beweis, dass wir noch mitten in der Forschung drin stehen und dass höchst interessante und wichtige Vorgänge sich der Wahrnehmung bisher noch entzogen hatten. Nur sehr allmählich wird die sichere Basis der Thatsachen gewonnen, und bis jetzt herrscht noch viel Widerstreit der Meinungen. Ich würde es deshalb auch für gänzlich nutzlos halten, wollte ich mich hier darauf einlassen, die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen über Karyokinese etwa alle bis ins Einzelnste von meinem Gesichtspunkt aus gegen einander abzuwägen und kritisch zu sichten. Es genügt mir, gezeigt zu haben, wie man sich etwa die geforderte Reduktionstheilung denken könne und zugleich darauf hingewiesen zu haben, dass auch jetzt schon Beobachtungen vorliegen, welche in diesem Sinne aufgefasst werden können. Sollte ich mich aber selbst in dieser Deutung irren, so scheint mir doch die theoretische Forderung einer bei jeder Generation sich wiederholenden Reduktion der Ahnenplasmen so sicher begründet, dass die Vorgänge, durch welche dieselbe bewirkt wird, gefunden werden

müssen, wenn sie auch in den bis jetzt bekannten Thatsachen noch nicht enthalten sein sollten. Der physiologischen Wirkung nach muss es zwei Arten der Karyokinese geben, erstens eine Form, durch welche sämmtliche Ahnenplasmen halbirt jedem der beiden Tochterkerne zugeführt werden, und zweitens eine Theilungsart, durch welche jeder Tochterkern nur die halbe Zahl der Ahnenplasmen des Mutterkerns erhält; die erstere könnte man Aequationstheilung nennen, die zweite Reduktionstheilung. Natürlich müssen diese ihrer Wirkung nach verschiedenen Vorgänge auch morphologische Unterschiede enthalten, aber es ist nicht anzunehmen, dass dieselben stets sichtbar hervortreten. Wie bei der Theilung der ersten und der zweiten Richtungsspindel von Ascaris megalocephala im Wesentlichen derselbe morphologische Verlauf der Karyokinese vorliegt, wir aber dennoch ihm eine verschiedene physiologische Bedeutung zuschreiben müssen, so kann es auch in anderen Fällen sein. Die Reduktionstheilung wird immer von einer Halbirung der Zahl der Kernschleifen oder von einer Quertheilung derselben (falls eine solche vorkommt) begleitet sein müssen, aber dies allein hat nur dann die Wirkung einer Reduktionstheilung, wenn keine identischen Schleifen vorhanden sind. Ob dies aber der Fall ist, das wird nicht immer leicht zu entscheiden sein. Umgekehrt freilich muss eine Karyokinese, welche mit Längsspaltung der Schleifen vor dem Auseinanderrücken derselben in die Tochterkerne verbunden ist, soweit ich sehe, immer als Aequationstheilung aufgefasst werden. Wenn ich also in den untenstehenden Figuren

2 und 3 ein Schema für diese beiden Formen der Karyokinese gebe, so soll damit keineswegs gesagt sein, dass dieselben nicht auch in anderer Form denkbar seien.

Figg. 2 und 3.



Die Fig. 2 zeigt in A eine Kernspindel, in deren

Aequatorialzone 12 primäre Kernschleifen liegen. Die weisse oder schwarze Färbung derselben soll nur die Uebersicht erleichtern und die Schraffirung soll andeuten, dass jede Schleife wieder andere Ahnenplasmen enthält. In B sieht man dann 6 Schleifen nach dem einen und 6 nach dem andern Pol wandern. Dies die Reduktionstheilung. Fig. 3 gibt ein Schema der Aequationstheilung. Sechs Schleifen der Aequatorialzone in A, deren verschiedene Schraffirung und Färbung andeutet, dass sie alle verschiedene Ahnenplasmen enthalten, spalten sich, wie die Längslinie auf ihnen andeutet, der Länge nach und ihre Spalthälften wandern in B nach den Polen, so dass also an jedem Pol nicht nur wieder je 6 Schleifen liegen, sondern auch an jedem derselben alle 9 Combinationen wieder vertreten sind.

Vielleicht wären Manche geneigt, auch in der „direkten" Kerntheilung eine Reduktionstheilung zu sehen, allein ich möchte glauben, dass dies mit Unrecht geschähe. Allerdings wird durch die direkte Theilung der Fadenknäuel in zwei der Masse nach gleiche Hälften getheilt, aber dies geschieht doch nur ganz roh und gewissermassen auf gut Glück, so dass von einer regelmässigen Vertheilung der Ahnenplasmen auf die beiden Tochterkerne wohl schwerlich die Rede sein kann. Offenbar aber muss die Reduktionstheilung eine ganz regelmässige und auch eine gleichmässige Vertheilung der Ahnenplasmen bewirken, nur nicht in dem Sinn, dass jedes Ahnenplasma des Mutterkerns in jedem der beiden Tochterkerne vertreten wäre. Wenn aber von — ich will sagen — acht Kernschleifen der „Aequatorialplatten"

vier in den einen, vier in den andern Tochterkern übergehen, dann enthält zwar jeder Tochterkern andere Ahnenplasmen, aber jeder gleich viele derselben. Und das ist ein Postulat der Theorie, denn die Reduktionstheilung muss genau die Hälfte der ursprünglichen Anzahl der Ahnenplasmen beseitigen, und genau ebenso viele müssen durch den Spermakern später wieder dem Ei ersetzt werden. Das wäre durch direkte Kerntheilung wohl kaum zu erreichen.

Ich komme zu der Frage, ob wir wirklich, wie oben schon im Voraus behauptet wurde, in der Ausstossung des zweiten Richtungskörpers die Reducirung der Ahnenplasmen des Eizellenkerns zu sehen haben. So nahe diese Annahme liegt, da es ja eben an einer Erklärung der Bedeutung dieses Vorgangs noch mangelt, so wird es doch nicht nutzlos sein, auch die anderen Möglichkeiten ins Auge zu fassen.

Es wäre ja ganz wohl denkbar, dass die jüngsten Eizellen, welche sich noch durch Theilung vermehren, neben gewöhnlichen Kerntheilungen auch eine Reduktionstheilung eingingen. Natürlich dürfte dies nur ein einziges Mal geschehen, denn wiederholte es sich, so würde die Anzahl der Ahnen-Idioplasmen im Kern der Keimzellen stärker herabsinken, als sie später bei der Befruchtung erhöht wird, und es würde also im Laufe der Generationen ein dauerndes Sinken der Zahl der Ahnenplasmen eintreten, welches mit ihrer gänzlichen Reduktion auf eine einzige Art, nämlich auf das väterliche oder mütterliche enden müsste. Dem widersprechen aber die Vererbungserscheinungen. Obgleich nun dieser

frühe Eintritt der Reduktionstheilung den Vortheil bieten würde, dass dabei nichts verloren zu gehen brauchte, so glaube ich doch nicht, dass er in Wirklichkeit stattfindet. Gewichtige Gründe lassen sich dagegen anführen.

Vor Allem spricht die Parthenogenese dagegen. Wenn im jugendlichen Ovarium schon die Zahl der von den Aeltern überkommenen Ahnenplasmen auf die Hälfte herabgesetzt würde, wie würde es sich dann mit der parthenogenetischen Entwicklung verhalten, die doch bei so zahlreichen Arten eingetreten ist? Man kann zwar nicht behaupten, dass sie dadurch ausgeschlossen würde, denn sobald — wie oben gezeigt wurde — die Möglichkeit parthenogenetischer Entwicklung von der absoluten Masse des Keimplasmas abhängt, welches im reifen Ei enthalten ist, könnte diese erforderliche Menge durch Wachsthum hervorgebracht werden, ganz unabhängig davon, aus wie vielen verschiedenen Arten von Ahnen-Idioplasmen dasselbe zusammengesetzt wäre, etwa so wie die Grösse eines Körnerhaufens auch nicht davon abhängt, wie vielerlei verschiedene Körnerarten darin enthalten sind, sondern davon, wie gross die Zahl der Körner überhaupt ist. Aber in anderer Beziehung führt diese Annahme zu Ungeheuerlichkeiten. Zunächst dadurch, dass dann bei fortgesetzter Fortpflanzung durch Parthenogenese die Zahl der Ahnenplasmen in den Keimzellen sich in der oben erwähnten Weise mit jeder neuen Generation um die Hälfte vermindern müsste, also schon nach zehn Generationen nur noch $\frac{1}{1024}$ der ursprünglichen Zahl betragen würde.

Nun könnte man ja allerdings die Vermuthung aufstellen, dass mit der Einführung der Parthenogenese bei einer Art der die Ahnenplasmen-Zahl reducirende Theilungsmodus der jungen Eizellen abgeschafft worden sei, allein dieser Einwurf ist nicht stichhaltig, weil es Arten gibt mit facultativer Parthenogenese, d. h. mit Eiern, welche sich ebensowohl durch Parthenogenese, als durch Befruchtung entwickeln können (Biene). Gerade diese Fälle weisen, wie mir scheint, auf das Bestimmteste darauf hin, dass die Reduktion der Zahl der Ahnenplasmen nur in der Zeit unmittelbar vor dem Eintritt der Embryonalentwicklung des Eies fallen könne, mit andern Worten in die Zeit der Eireife. In dieser Zeit erst fällt bei dem Bienenei die Entscheidung darüber, ob es sich parthenogenetisch, oder mittelst Befruchtung zum Embryo entwickeln soll, und dieses geschieht, wie oben bereits gezeigt wurde, dadurch, dass in ersterem Fall nur ein, im letzteren noch ein zweites Richtungskörperchen ausgestossen wird. Wenn aber — wie wir gesehen haben — die Fortpflanzung mittelst Befruchtung nothwendig eine Halbirung der von den Aeltern ererbten Zahl von Ahnen-Idioplasmen postulirt, was liegt dann näher, als in der zweiten Theilung des Eikerns und der Ausstossung des zweiten Richtungskörpers eben diesen Vorgang der Halbirung zu sehen und anzunehmen, dass diese zweite Theilung des Eikerns eine ungleiche in dem oben dargelegten Sinne ist, nämlich so, dass die eine Hälfte der Ahnenplasmen im Eikern bleibt, um später durch Copulation mit

dem Spermakern wieder auf die ursprüngliche Anzahl heranzuwachsen, die andere aber im Richtungskörper ausgestossen wird und zu Grunde geht.

Dazu kommt noch, dass die Beobachtungen — soweit sie sich bis zu diesen feinsten Vorgängen erstrecken — in der That eine Herabminderung der Schleifenzahl auf die Hälfte nachweisen. Es wurde eben erwähnt, dass nach Carnoy dies bei Ascaris megalocephala der Fall ist. Derselbe Autor schildert aber den Vorgang der Richtungskörperbildung noch bei einer grösseren Zahl von Nematoden[1]), und nach ihm verläuft derselbe so, dass die Zahl der Ahnenplasmen dadurch halbirt werden muss, sei es, dass die halbe Zahl der primären Kernschleifen in den Richtungskern übergeht, die andere im Ei zurückbleibt, sei es, dass wie bei Ophiostomum mucronatum die primären Kernstäbchen der Quere nach sich theilen, was dieselbe Wirkung haben muss. Allerdings erwarten diese Angaben noch ihre Bestätigung, und bei der Schwierigkeit solcher Beobachtungen an ungünstigen Objekten darf auch an mancherlei Irrthümer im Einzelnen gedacht werden, aber es scheint mir doch kein Grund vorzuliegen, sie in ihrem wesentlichen Inhalt anzuzweifeln. Dieser aber liegt für mich in der Thatsache, dass die Zahl der primären Schleifen durch die Richtungskörper-Theilung halbirt wird.

Wollte man aber selbst dies nicht als sicher begründet zugeben, so ist doch jedenfalls nicht anzuzweifeln,

1) Carnoy, „La Cytodiérèse de l'oeuf; la vésicule germinative et les globules polaires chez quelques Nématodes". Louvain, Gand, Lierre 1886.

dass durch die Theilung der zweiten Richtungsspindel die Masse desselben Kernes getheilt wird, der bei parthenogenetischer Entwicklung des Eies als Furchungskern funktionirt haben würde. Dies ist die einfache logische Folgerung aus den beiden Thatsachen: erstens, dass parthenogenetische Eier nur einen Richtungskörper ausstossen, und zweitens, dass es Eier mit fakultativer Befruchtung giebt (Biene), bei welchen es also völlig sicher ist, dass dieselbe Kernhälfte, welche beim befruchtungsbedürftigen Ei als zweiter Richtungskörper ausgestossen wird, beim parthenogenetischen zurückbleibt und als Hälfte des Furchungskernes funktionirt. Damit aber ist erwiesen, dass auch die ausgestossene Hälfte des Kerns aus ächtem Keimplasma besteht, und es ist somit eine sichere Grundlage für die Annahme bereitet, dass die Theilung der zweiten Richtungsspindel als eine Reduktionstheilung anzusehen ist.

Die Ueberzeugung, dass geschlechtliche Fortpflanzung mit einer in jeder Generation sich wiederholenden Verminderung der Zahl der Ahnenplasmen auf die Hälfte verbunden sein müsse, hat sich mir schon vor geraumer Zeit gebildet. Als ich 1885 mit meiner Theorie von der Continuität des Keimplasma's hervortrat, hatte ich lange vorher schon hin und her erwogen, ob nicht die Theilung der Richtungsspindel und die Ausstossung der Richtungskörper in diesem Sinne gedeutet werden müsse. Allein die zweimalige successive Theilung des Eikerns machte mich irre, sie schien mir eine solche Deutung nicht zuzulassen, da durch sie die Masse des Kerns nicht halbirt,

sondern geviertheilt wird. Eine Viertheilung der Zahl der Ahnenplasmen hätte aber — wie bereits gezeigt wurde — eine stete Abnahme derselben zur Folge gehabt, die bis zum vollständigen Verschwinden derselben geführt haben müsste, und dies widerstreitet den Thatsachen der Vererbung. Aus diesem Grund musste ich damals auch der Ansicht Strasburger's entgegentreten, der die Ausstossung der Richtungskörper als eine Halbirung der Masse der Kernsubstanz auffasste[1]). Mit Recht musste ich dieser Ansicht damals entgegenhalten, dass „die Masse des im Keimbläschen enthaltenen Idioplasma's thatsächlich nicht auf die Hälfte, sondern auf ein Viertel reducirt wird, da ja zwei Theilungen hintereinander folgen." Wohl hatte ich auch schon den Gedanken erwogen, ob nicht am Ende die beiden successiven Theilungen eine ganz verschiedene Bedeutung haben könnten, ob nicht das eine die Entfernung des ovogenen Kernplasma's, das andere die Reduktion zwar nicht der Masse blos des Keimplasma's, wohl aber der Zahl der Ahnenplasmen bedeute; allein zu der Annahme einer solchen Verschiedenheit fehlte damals jeder thatsächliche Anhalt, und ich scheute mich, einen solchen Gedanken auch nur als Vermuthung zu äussern, dem ich damals noch keine sichere Grundlage mitgeben konnte. Der morphologische Vorgang ist bei der Bildung des ersten und zweiten Richtungskörpers so ausserordentlich ähnlich, dass man eine derartige Vermuthung als ein leeres Spiel mit phantastischen Einfällen hätte ansehen können.

---

1) a. a. O. p. 131.

Aehnlich ist es später Hensen[1]) gegangen, insofern derselbe den richtigen Gedanken, dass eine Verminderung der „Erbstücke im Ei" nothwendig sei und dass diese mit der Ausstossung der Richtungskörper vor sich gehe, in seinem letzten Theil wieder verwarf, weil er ihn mit der damals gerade durch mich bekannt gewordenen Thatsache unvereinbar glaubte, dass auch bei parthenogenetischen Eiern Richtungskörper auftreten. Er schloss seine Betrachtung mit den Worten: „Die Richtigkeit dieses auffallenden Befundes vorausgesetzt, ist die Halbirungshypothese über den Haufen geworfen und es bleibt zunächst nur die ziemlich unbestimmte Erklärung, dass ein Reinigungsprocess der Entwicklung des Eies vorhergehen müsse." Immerhin aber ist Hensen der Einzige, der bisher dem Gedanken, dass die geschlechtliche Fortpflanzung eine regelmässig eintretende „Verminderung der Erbstücke im Ei" bedinge, Ausdruck gegeben hat.

---

1) Hensen, „Die Grundlagen der Vererbung nach dem gegenwärtigen Wissenskreis", Zeitschr. f. wissenschaftl. Landwirthschaft, Berlin 1885, p. 731.

III. Die Verhältnisse bei den männlichen Keimzellen.

Wenn das Ergebniss der bisherigen Gedankenreihen richtig ist, wenn in der That das Keimplasma der zur Befruchtung bestimmten Eizelle eine Halbirung der Zahl der in ihm enthaltenen Ahnenplasmen erleiden muss, dann kann es keinem Zweifel unterliegen, dass dieselbe Verminderung der Ahnenplasmen auch im Keimplasma der männlichen Keimzellen zu irgend einer Zeit und in irgend einer Weise stattfinden wird. Dies muss so sein, wenn es überhaupt richtig ist, dass in den jungen Keimzellen eines neuen Individuums dieselbe Kernsubstanz, dasselbe Keimplasma enthalten ist, welches in der befruchteten Eizelle enthalten war, aus der sich das betreffende Individuum entwickelt hat. Letzteres wird nun vor Allem dann so sein müssen, wenn die früher begründete Theorie von der Continuität des Keimplasma's auf Wahrheit beruht; denn diese Theorie nimmt ja eben an, dass bei der Entwicklung des befruchteten Eies nicht alles Keimplasma die verschiedenen Stufen ontogenetischer Umwandlung durchmacht, dass vielmehr ein Minimum desselben unverändert bleibt, um später unter Vermeh-

rung seiner Masse die Keimzellen des jungen Organismus zu bilden. Nach dieser Voraussetzung also muss in der That das Keimplasma der Aeltern sich unverändert und vollständig in den Keimzellen des Kindes wiederfinden. Wäre diese Theorie falsch, würde das Keimplasma der Keimzellen neu vom Organismus gebildet, etwa aus den „Keimchen“ Darwin's, welche von allen Seiten den Keimzellen zuströmten, dann liesse sich nicht verstehen, warum nicht längst die Einrichtung getroffen worden wäre, dass sich in jeder Keimzelle nur die Hälfte der im Körper des Älters vorhandenen Ahnen-Keimplasmen ansammelte. Insofern ist die Ausstossung des zweiten Richtungskörpers — meine Deutung derselben als richtig angenommen — ein indirekter Beweis für die Richtigkeit der Theorie von der Continuität des Keimplasma's, wenigstens gegenüber der von so Manchen noch immer festgehaltenen Pangenesis. Wenn freilich eine Art von Kreislauf des Idioplasma's im Sinne Strasburger's bestände, so dass also aus den ontogenetischen Endstadien desselben wieder die Anfangsstufe, das Keimplasma, durch Umwandlung hervorgehen könnte, dann wäre ebenfalls nicht abzusehen, wie irgend welche Ahnenplasmen auf diesem Wege verloren gegangen sein sollten.

Mag nun diese Ansicht, oder die von der Continuität des Keimplasma's die richtige sein, in beiden Fällen müssen auch die männlichen Keimzellen, welche sich im jungen Thier bilden, dasselbe Keimplasma enthalten, welches im befruchteten mütterlichen Ei enthalten war, d. h. also alle Ahnenkeimplasmen des Vaters und der Mutter. Es muss also auch hier eine Reduktion der-

selben stattfinden, denn fände sie nicht statt, so müsste bei jeder Befruchtung sich die Zahl der Ahnenplasmen um die Hälfte vermehren; die Eizelle würde $^1/_2$ liefern, die Samenzelle aber $^2/_2$ der Gesammtzahl des älterlichen Keimplasma's. Es liegt aber kein Grund zu der Annahme vor, dass dieser Reduktionsprocess gerade genau auf dieselbe Weise vor sich gehen müsste, wie bei der Eizelle d. h. durch Ausstossung eines Richtungskörpers; im Gegentheil sind die Verhältnisse der Spermatogenese so wesentlich andere, als bei der Ovogenese, dass man erwarten darf, denselben Vorgang hier in anderen Formen ablaufen zu finden.

Die Eizelle entledigt sich der überschüssigen Ahnenplasmen erst am Ende ihrer ovarialen Entwicklungsbahn, und zwar in einer Form, die den abgetrennten Theil des Keimplasma's der Vernichtung preisgiebt. Das ist gewiss auffallend, da Keimplasma doch eine kostbare Substanz ist, und alle Verschwendung, die die Natur so vielfach damit zu treiben scheint, durch Hervorbringung enormer Massen von Samen- oder Eizellen eben nur scheinbar ist, in Wahrheit aber eines der Mittel darstellt, welche die Art existenzfähig machen. Vielleicht lässt sich aber auch hier dieser Luxus als ein scheinbarer nachweisen, indem gezeigt wird, dass gerade die hier eingehaltene Art der Reduktion vortheilhaft und damit also auch — ceteris paribus — nothwendig war. Denn wir sehen ja überall, soweit unsere Einsicht reicht, dass das Nützliche auch das Wirkliche ist, es sei denn, dass es überhaupt nicht erreichbar war, oder aber nur unter Herbeiziehung anderweitiger, den Nutzen wieder aufhebender Schädlichkeiten.

Wenn nun gefragt wird, warum die Natur hier eine solche Verschwendung mit Keimplasma treibt, so liegt vielleicht in Folgendem eine befriedigende Antwort darauf.

Gesetzt, die nothwendige Reducirung des Keimplasma's geschehe nicht durch die Abtrennung des zweiten Richtungskörpers, sondern sie erfolge schon bei der Theilung der ersten Urcizelle, die sich im Embryo bildet, und die aus dieser Theilung hervorgehenden beiden ersten Eizellen enthielten also bereits nur noch die Hälfte der Ahnenplasmen-Zahl von Mutter und Vater. In diesem Falle wäre der Hauptzweck, die Reduktion der Ahnenplasmen durch diese eine Theilung erreicht, und die bei der Vermehrung dieser zwei ersten Keimzellen noch folgenden Kerntheilungen könnten alle als Aequationstheilungen, das heisst, nach dem gewöhnlichen Schema der Kerntheilung vor sich gehen. Aber vielleicht ist es der Natur nicht blos um diesen Hauptzweck zu thun, sondern sie erreicht dabei noch gewisse Nebenerfolge. In dem eben angenommenen Falle könnten die Eizellen des reifen Ovariums nur zwei verschiedene Combinationen von Keimplasma enthalten, die Combination a und die Combination b; wenn auch Hunderttausende und Millionen von Eizellen gebildet würden, sie müssten alle entweder a oder b enthalten, und es würden also aus diesen Eiern — soweit wenigstens die weibliche Keimzelle in Betracht kommt — nur zweierlei Individuen hervorgehen können, nämlich Kinder a' und Kinder b' und alle a'-Kinder müssten unter sich so ähnlich sein, wie ähnliche Zwillinge, ebenso alle b'-Kinder.

Wenn nun aber nicht die erste Keimzelle des Embryo schon die Reduktions-Theilung eingeht, sondern erst die hundertste, so werden hundert Zellen zugleich die Theilung vollziehen und es werden somit 200 verschiedene Combinationen von Ahnenplasma entstehen und 200 verschiedene Sorten von Keimzellen im reifen Ovarium zu finden sein. Eine noch grössere Zahl von verschiedenartigen Combinationen der Vererbungstendenzen wird entstehen, wenn die Reduktions-Theilung noch später eintritt, unzweifelhaft aber muss die Verschiedenartigkeit in der Zusammensetzung des Keimplama's am grössten ausfallen, wenn die Reduktionstheilung gar nicht mehr in die Vermehrungsperiode der Keimzellen hineinfällt, sondern erst am Ende der gesammten ovarialen Eientwicklung stattfindet, nämlich gesondert bei jedem ausgewachsenen und zur Embryonalentwicklung reifen Ei. In diesem Falle wird es so viele verschiedene Combinationen von Ahnenplasmen geben, als es Eier giebt, denn — wie schon oben gezeigt wurde — ist es kaum denkbar, dass ein so komplicirter Körper, als es die aus zahllosen differenten Einheiten zusammengesetzte Kernsubstanz der Eizelle sein muss, sich jemals wieder ganz genau in der gleichen Weise theilen sollte. Es wird also hier jedes Ei eine etwas andere Combination von Vererbungstendenzen enthalten, und die Kinder, welche aus verschiedenen Keimzellen einer Mutter hervorgehen, werden somit niemals identisch sein können. Mit anderen Worten: es wird durch diese Art der Reduktionstheilung eine möglichst grosse Variabilität der Descendenten gesichert.

Nach meiner Deutung des zweiten Richtungskörpers würde nun die letztere Annahme wirklich vorliegen und es würde somit die Erklärung sich darbieten, dass die Reduktion des Keimplasma's deshalb ans Ende der ovariellen Eientwicklung gelegt wurde, weil dadurch die grösstmögliche Fülle individueller Variationen der Nachkommen bewirkt wurde.

Dies dürfte wohl, wenn ich nicht irre, eine neue Stütze für den schon früher[1]) von mir geäusserten und begründeten Gedanken abgeben, dass die geschlechtliche Fortpflanzung in erster Linie der Erhaltung und steten Neugestaltung der individuellen Variabilität zu dienen habe, diesem Grundpfeiler der Umgestaltung der Arten.

Wenn aber gefragt wird, ob denn nicht die Reduktionstheilung zwar auch ans Ende der ovariellen Eientwicklung gelegt werden konnte, aber so, dass die andere Hälfte des sich theilenden Kerns auch erhalten blieb und nicht geopfert werden musste, so bin ich geneigt, die Theilung des reifen Eies in zwei Eier verbunden mit der Reduktion als die phyletische Vorstufe des heutigen Zustandes anzusehen. Ich denke mir, dass die Theilung der reifen Eizelle, welche heute eine so überaus ungleiche ist, in weit entlegener Vorzeit eine gleiche war, dass sie aber aus Nützlichkeitsrücksichten und Hand in Hand mit der höheren Ausbildung der thierischen Eier nach und nach immer ungleicher geworden ist. Im Speciellen anzugeben, welche Nützlich-

1) Weismann, „Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie". Jena 1886.

keitsrücksichten hier entscheidend gewesen sind, ist zur Stunde noch kaum thunlich, dass aber vor Allem die kolossale Grösse, welche viele thierische Eizellen erreichen dabei in Betracht kommt, lässt sich wohl vermuthen.

Gerade dieser Punkt scheint mir gegenüber den männlichen Keimzellen beachtenswerth. Wie die weiblichen Keimzellen der Thiere sich durch Grösse auszeichnen, so die männlichen im Allgemeinen durch Kleinheit. Dass eine grosse, dotterreiche Eizelle erst aufs Doppelte ihrer definitiven Grösse heranwachsen sollte, um dann eine gleiche Theilung einzugehen, wird in den meisten Fällen physiologisch unmöglich sein. Werden doch ohnehin schon alle denkbaren Mittel, wie Nährzellen, Zufuhr durch Follikelzellen u. s. w. angewandt, um die Eizelle auf das erreichbare Maximum von Grösse hinaufzubringen. Vor dem Ausgewachsensein des Eies kann aber die Reduktionstheilung des Kerns deshalb nicht stattfinden, weil das ovogene Kernplasma noch die Eizelle beherrscht und dieses erst entfernt sein muss, ehe das Keimplasma die Herrschaft übernehmen kann. So wenigstens würde ich mir die Sache zurecht legen.

Ganz anders nun steht es bei den meist winzigen Spermazellen. Hier wäre eine Reduktionstheilung des Kerns gegen Ende der Spermazellenbildung ganz wohl mit einer gleichen Theilung der Zellen denkbar, d. h. also derart, dass beide Theilsprösslinge Samenzellen blieben, keines dem Richtungskörper entsprechend zu Grunde ginge. Aber auch die andere Möglichkeit dürfte ins Auge gefasst werden, dass hier die Reduktionstheilung in eine

frühere Periode der Samenzellenbildung fällt. Wenigstens dürfte hier das oben für die Eizellen geltend gemachte Moment einer daraus hervorgehenden allzugrossen Gleichartigkeit der Keimzellen nicht so schwer in die Wagschale fallen. Bei den Eizellen mag wohl viel darauf ankommen, dass jede einzelne Eizelle ihr besonderes individuelles Gepräge hat, wie dies durch eine etwas abweichende Mischung des Keimplasmas erzeugt wird, denn hier kommen zwar niemals alle, aber doch häufig ein bedeutender Procentsatz der Eizellen auch wirklich zur Entwicklung; die Produktion von Samenzellen aber ist bei den meisten Thieren eine so ungeheure, dass nur ein ganz verschwindend kleiner Procentsatz derselben zur Befruchtung gelangt. Wenn nun also auch je 10, oder je 100 Spermatozoen genau die gleiche Mischung von Keimplasma enthielten, so dass also — soweit der väterliche Einfluss reicht — 10 oder 100 völlig ähnliche Individuen daraus hervorgehen müssten, wenn sie alle zur Befruchtung gelangten, so wird dies eben doch niemals eintreten, weil eben nur eines von 100,000 Spermatozoen oder von einer Million zur Befruchtung gelangt. Von diesem Gesichtspunkt aus würde man erwarten müssen, dass die Reduktionstheilung des Keimkerns hier nicht erst am Ende der Samenentwicklung, sondern schon früher eintrete. Es fehlt an einem zwingenden Grunde, der die Verschiebung dieser Theilung bis ans Ende der Entwicklung hätte bewirken müssen, und ohne einen solchen kann Naturzüchtung nicht in Thätigkeit treten. Natürlich ist es denkbar, dass andere Gründe vorhanden sind, welche eine solche Verschiebung dennoch nothwendig

machten, indessen lassen sie sich zunächst nicht erkennen. Den Einfluss des specifisch histogenen Kernplasmas, des „spermogenen", würde ich hier nicht als einen solchen Grund ansehen, weil die Massenverhältnisse ganz andere sind, als bei der Eizellenbildung, und weil es nicht undenkbar scheint, dass die geringe Menge von ächtem Keimplasma, welche ja auf jeder Stufe der Spermabildung in den Kernen vorhanden sein muss, auch bei einem Uebergewicht des spermogenen Kernplasmas zugleich mit diesem eine Theilung nach dem Reduktionsmodus einginge.

Sobald wir erst bestimmt wissen, welche der verschiedenen Formen der Kerntheilung Reduktionstheilungen sind, sobald wird sich diese Frage in Bezug auf die Spermatogenese mit aller Sicherheit entscheiden lassen. Soviel aber kann man jetzt schon sagen, dass zu verschiedenen Perioden der Samenbildung auch verschiedene Formen der Kerntheilung vorkommen. Das geht mir nicht nur aus eigenen Beobachtungen hervor, sondern ist auch schon von Anderen gesehen und hervorgehoben worden. So haben E. van Beneden und Julin[1]) schon 1884 es ausgesprochen, dass in der Spermatogenese von Ascaris megalocephala direkte und karyokinetische Kerntheilung miteinander abwechseln. So betont Carnoy[2]), dass nicht selten in demselben Hoden die verschiedenen Zellgenerationen bedeutende Differenzen hinsichtlich der Karyokinese zeigen können, „ja es kann

1) E. van Beneden u. Julin, „La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale". Bruxelles 1884.

2) Carnoy, „La Cytodiérèse chez les Arthropodes".

dies selbst so weit gehen, dass direkte und indirekte Theilung nebeneinander hergehen können.“ Auch Platner[1]) in seiner vortrefflichen Schrift über die Karyokinese bei den Lepidopteren macht darauf aufmerksam, dass die Karyokinese der Spermatocyten sich wesentlich unterscheidet von der der Spermatagonien. Seiner Darstellung nach liesse sich die letztere ganz wohl als Reduktionstheilung deuten, denn es wird hier gar keine Aequatorialplatte gebildet und die Chromatin-Stäbchen (oder -Körner, wie sie hier bezeichnender zu nennen wären) bleiben von vorn herein nördlich und südlich vom Aequator liegen, um schliesslich an den entsprechenden Polen sich zum Tochterkern zu vereinigen. Wenn Carnoy richtig gesehen hat, kommt aber in den Samen-Mutterzellen noch die oben schon erwähnte und einstweilen als Reduktionstheilung gedeutete Karyokinese vor, bei welcher die Chromatin-Stäbchen sich nicht der Länge nach spalten, oder doch erst nachträglich, nachdem sie bereits die Aequatorialplatte verlassen haben und gegen die Pole vorrücken. Carnoy selbst legt diesen Beobachtungen insofern keine besondere Bedeutung bei, als er in ihnen nur den Beweis sieht, dass die Längsspaltung der Kernschleifen bei verschiedenen Arten früher oder später eintreten kann, am Aequator, oder erst auf dem Weg nach den Polen, oder sogar erst an den Polen selbst. Aus seinen Angaben lässt sich nicht ersehen, ob die betreffende Kerntheilungsform etwa nur in einer

1) Gustav Platner, „Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zelltheilung“. Internation. Monatsschrift f. Anatomie und Histologie, Bd. III, Heft 10. Leipzig 1886.

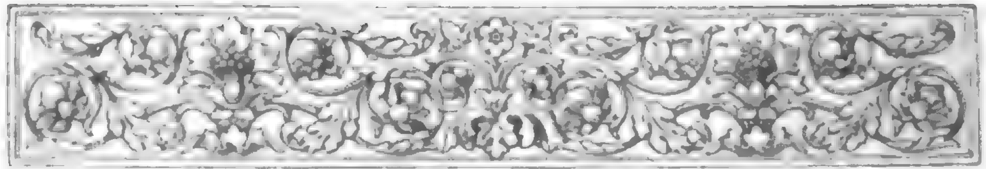
bestimmten Zellgeneration der Spermatogenese vorkommt, wie es der Fall sein müsste, wenn es sich hier wirklich um eine Reduktionstheilung handelte. Solange dieser Punkt nicht entschieden ist, lässt sich schon deshalb nicht mit Sicherheit darüber urtheilen, ob wir in der besprochenen Form der Karyokinese wirklich die gesuchte Reduktionstheilung sehen dürfen. Neue, von diesen Gesichtspunkten aus unternommene Untersuchungen sind erforderlich, um hier zur Klarheit zu gelangen. Es würde auch hier Nichts nützen, jetzt schon weiter zu gehen und die zahlreichen Beobachtungen über Spermatogenese, wie sie bis jetzt vorliegen, einer genauen Sichtung zu unterziehen in Bezug auf etwaige Anhaltspunkte für die theoretische Forderung.

Nur das sei noch erwähnt, dass von den verschiedenen Kernen und Körpern, die von verschiedenen Beobachtern und an verschiedenem Material als Richtungskörper der Samenzellen oder Samenbildner in Anspruch genommen worden sind, meiner Ansicht nach der als „Nebenkern" in den letzten Samenbildnern, den „Spermatiden" Lavalette's [1]) beschriebene Körper am ersten noch diese Bedeutung haben dürfte. Ich möchte ihn aber nicht dem zweiten, sondern dem ersten Richtungskörper der Eizellen gleichstellen, d. h. ich wäre geneigt, in ihm den ausgestossenen oder doch durch innere Umwandlung unwirksam gemachten histogenen Theil des Kernplasma's zu sehen. Zwei Gründe bestimmen

1) La Valette St. George, „Ueber die Genese der Samenkörper. Fünfte Mittheilung. Die Spermatogenese bei den Säugethieren und dem Menschen". Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XV. 1878.

mich dazu: erstens ist es, wie oben zu zeigen versucht wurde, wahrscheinlicher, dass die Ahnenplasmen hier nicht durch Ausstossung beseitigt werden, sondern vermittelst einer gleichen Zelltheilung, und zweitens verlangt die Theorie, dass das histogene Kernplasma erst am Ende der Gewebebildung ausser Kraft trete.

Die ganze Frage der Kernumwandlung ist in Bezug auf die Einzelheiten bei den männlichen Keimzellen noch nicht spruchreif. Aus den bisher vorliegenden, äusserst zahlreichen und zum grossen Theil feinen und sorgfältigen Beobachtungen lässt sich noch nicht mit einiger Sicherheit abnehmen, wann und wie die Reduktionstheilung des Kerns vor sich geht, noch auch welche Vorgänge die Reinigung des Keimplasma's von dem blos histogenen Theil des Nukleoplasma's bedeuten. Aber gerade für die weitere Forschung ist es vielleicht nicht ohne Werth gewesen, wenn ich versucht habe, die auf dem viel sichreren Gebiet der weiblichen Keimzelle gewonnenen Anschauungen auf dieses zu übertragen und so die Fragen aufzuzeigen, welche hier zunächst zu lösen wären.



IV. Die Verhältnisse bei den Pflanzen.

Es bleibt mir noch übrig, einen flüchtigen Blick auf die Pflanzen zu werfen. Offenbar kann die Reduktionstheilung der Keimkerne, wenn sie überhaupt vorkommt, nicht auf die Keimzellen der Thiere beschränkt sein, es muss sich ein entsprechender Vorgang auch bei Pflanzen vorfinden, denn die geschlechtliche Fortpflanzung ist ihrem Wesen nach identisch bei Thieren und bei Pflanzen, und wenn beim thierischen Ei der Copulation des Eikernes eine Ausstossung der halben Zahl der Ahnenplasmen vorhergehen muss, so ist diese Nothwendigkeit auch für die Pflanzen als gegeben anzunehmen.

Ob aber der Vorgang hier stets in Form einer Richtungskörper-Bildung auftritt und nicht vielleicht vorwiegend, oder doch häufig in Form einer gleichen Zelltheilung, das ist eine andere Frage. Allerdings kommen ja, wie wir hauptsächlich durch Strasburger[1]) er-

---

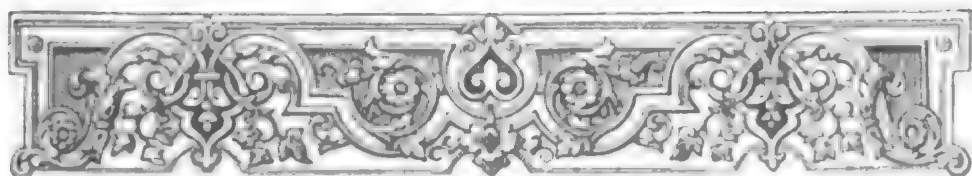
1) a. a. O. p. 92.

fahren haben, auch bei zahlreichen Pflanzen Richtungskörper vor, d. h. es schnüren sich durch Theilung Zellen von der Keimzelle ab, die keine weitere Bedeutung mehr haben und zu Grunde gehen. Aber es ist mir doch zweifelhaft, ob man in ihrer Bildung stets die Entfernung der Hälfte der Ahnenplasmen zu sehen hat und nicht vielmehr die Beseitigung des histogenen Kernplasma's der Keimzelle. Dass auch bei hochdifferenzirten pflanzlichen Keimzellen, besonders männlichen, histogenes Kernplasma vorhanden sein, folglich auch bei der Reifung der Zelle beseitigt werden muss, scheint mir angenommen werden zu müssen, wenn man überhaupt diese ganze Vorstellung vom histogenen Kernplasma der Keimzellen annimmt. Allerdings ist es, wie ich früher schon sagte, sehr wohl denkbar, dass es ganz indifferente Keimzellen gibt, denen ein specifisch histologisches Gepräge noch ganz fehlt, und dann wird auch histogenes Kernplasma fehlen und ein Richtungskörper, der dasselbe aus der reifenden Keimzelle hinausschafft. Damit stimmt es, dass nicht überall bei den Pflanzen „Richtungskörper" vorkommen. Ich möchte auch keineswegs behaupten, dass sie überall, wo sie vorkommen, die eben erwähnte Bedeutung haben müssen, ich wollte nur darauf hinweisen, dass die für die pflanzlichen Keimzellen postulirte Reduktionstheilung des Kerns nicht nothwendigerweise immer in ihrer Bildung zu suchen sein dürfte, sondern vielleicht häufiger in gleichen Theilungen der Keimzellen zu irgend einer Periode ihrer Genese.

Es scheint mir auch nicht ausgeschlossen, dass ein Theil dieser pflanzlichen „Richtungskörper" noch eine

ganz andre Bedeutung haben könnte, nämlich die, irgend eine specielle Neben-Funktion, etwa bei der Befruchtung zu leisten; so vielleicht die sogenannten „Bauchkanalzellen" der Archegoniaten und Coniferen. Seitdem ich weiss, dass nicht einmal die beiden „Richtungskörper" der thierischen Eier identisch sind, die doch äusserlich so vollkommen mit einander übereinstimmen und auch auf die gleiche Weise entstehen, bin ich mehr als früher geneigt, auch in den immerhin recht verschiedenartigen pflanzlichen „Richtungskörpern" eine etwas gemischte Gesellschaft zu vermuthen.

Ich fühle mich aber durchaus nicht berechtigt, auf diesem Gebiete in irgend einer specielleren Weise mitzureden und muss es den Botanikern überlassen, über diese Fragen zu entscheiden. Nur den allgemeinen Schluss, dass auch bei den Pflanzen eine Reduktionstheilung der Keimzellen-Kerne vorkommen muss, wollte ich aussprechen.



V. Folgerungen in Bezug auf Vererbung.

Die in den vorhergehenden Abschnitten entwickelten Vorstellungen führen zu merkwürdigen Schlüssen in Bezug auf die Theorie der Vererbung, die mit den bisherigen Vorstellungen über Vererbung keineswegs harmoniren. Wenn nämlich jedes Ei bei seiner Reifung die Hälfte seiner Ahnen-Idioplasmen ausstösst, dann können die Keimzellen einer und derselben Mutter nicht die gleichen Vererbungstendenzen enthalten, man müsste denn die gewagte und durch Nichts zu begründende Annahme machen wollen, es würden bei allen Eiern die entsprechenden Ahnenplasmen zurückbehalten. Wenn man aber bedenkt, wie zahlreiche Ahnenplasmen in einem Kern enthalten sein müssen, ferner wie unwahrscheinlich es ist, dass dieselben sich in jeder Keimzelle genau in derselben Weise zusammenordnen, und schliesslich wie unglaublich, dass der Kernfaden in jeder Keimzelle genau an den nämlichen Stellen zu Schleifen oder Stäbchen durchschnitten werden sollte, so wird man eine Reduktionstheilung des Kerns, die so präcis arbeitet, dass in allen Keimzellen desselben Ovariums genau dieselben Ahnenplasmen mit dem Richtungskörper entfernt würden, für ein Ding der Unmöglichkeit halten. Wenn

nun aber bei dem einem Ei diese, bei dem andern jene Gruppe von Ahnenplasmen ausgestossen wird, dann kann kein Ei in Bezug auf die in ihm enthaltenen Vererbungstendenzen dem anderen völlig gleich, sie müssen alle verschieden sein; die Verschiedenheit wird in vielen Fällen nur eine geringe sein, wenn eben nahezu die gleiche Combination von Ahnenplasmen im Ei zurückgeblieben ist, sie wird aber unter Umständen auch eine relativ starke sein, wenn die im Ei zurückgebliebene Combination der Ahnenplasmen eine möglichst differente ist. Es wäre hier noch Vieles zu sagen, aber es würde mich jetzt zu weit von meinem Hauptthema ab- und in das Gebiet einer neuen Vererbungstheorie hineinführen. Ich hoffe bei späterer Gelegenheit die hier nur angedeuteten vererbungstheoretischen Gedanken weiterführen zu können und möchte hier nur zeigen, dass die Consequenzen, zu welchen meine Auffassung der zweiten Eikerntheilung und des zweiten Richtungskörpers führen, keineswegs mit den Vererbungsthatsachen in Widerspruch stehen, dieselben vielmehr besser erklären, als es bisher möglich war.

Dass die Kinder eines menschlichen Elternpaares niemals völlig ähnlich sind, liess sich bisher nur durch die ganz vage Vorstellung verstehen, dass bei dem Einen die Vererbungstendenzen des Grossvaters, bei dem Andern die der Grossmutter, bei dem Dritten die des Urgrossvaters u. s. f. in den Vordergrund träten, ohne dass man im Geringsten hätte angeben können, warum dies geschieht. Oder man berief sich sogar auf die verschiedenen Ernährungseinflüsse, unter denen ja allerdings

jedes Ei schon im Ovarium und auch später noch je nach seiner Lage und seiner unmittelbaren Umgebung steht. Ich selbst habe früher dieses Moment mit zur Erklärung herbeigezogen [1]), ehe ich mir klar bewusst war, wie verschwindend klein und ohnmächtig Ernährungs-Einflüsse gegenüber Vererbungstendenzen sind. Jetzt wird die Verschiedenheit der Kinder eines Paares einfach daraus zu verstehen sein, dass die verschiedenen mütterlichen Keimzellen — von den väterlichen soll später die Rede sein — verschiedene Combinationen von Ahnenplasmen enthalten, somit also verschiedene Combinationen von Vererbungstendenzen, und dass dieselben durch ihr Zusammenwirken natürlich auch eine verschiedene Resultante geben, d. h. einen mehr oder weniger verschiedenen Sprössling.

Aber auch von der entgegengesetzten Seite her lässt sich die Ansicht von der Ungleichheit der Keimzellen mit grosser Wahrscheinlichkeit begründen, indem nämlich gezeigt werden kann, dass Identität der Sprösslinge nur dann vorkommt, wenn dieselben aus ein und derselben Eizelle herstammen. Es giebt bekanntlich unter den Kindern eines menschlichen Aelternpaares ausnahmsweise solche, welche sich bis zum Verwechseln ähnlich sehen; dies sind aber immer und ausnahmslos Zwillinge und es spricht Alles dafür, dass sie aus einem Ei stammen! Das heisst also mit anderen Worten: Die beiden Kinder sind vollkommen ähnlich, weil sie aus ein und demselben Eikeim hervorgingen,

1) Weismann, „Studien zur Descendenztheorie“, II, p. 306, Leipzig 1876.

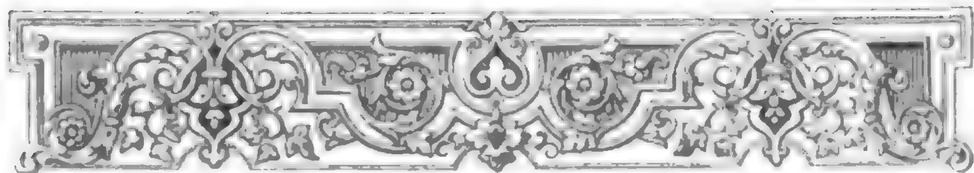
der natürlich auch nur einerlei Combination von Ahnen-Keimplasmen und somit von Vererbungstendenzen enthalten konnte. Die Componenten, welche den Aufbau des Organismus durch ihr Zusammenwirken leiten, waren dieselben, folglich mussten auch die Resultate, der Sprössling, beide Male derselbe sein: Zwillinge, die aus einem Ei stammen, sind identisch. Dies ist ein Satz, der zwar noch nicht mathematisch erwiesen werden kann, der aber als nahezu sicher betrachtet werden darf. Es giebt nun aber auch Zwillinge, welche diesen hohen Grad von Aehnlichkeit nicht besitzen, dies ist sogar der weitaus häufigere Fall, und seine Erklärung liegt darin, dass hier zwei Eizellen zu gleicher Zeit befruchtet wurden. In der That finden sich auch bei den meisten Zwillingen zwei Chorion und Amnien, viel seltener deren nur eines. Nur insofern ist der Beweis noch nicht vollständig, dass die ähnlichen Zwillinge stets aus einem Ei abstammen, als begreiflicherweise das Zusammentreffen der Abstammung aus einem Ei und der hohen Aehnlichkeit nur in wenigen Fällen erst festgestellt werden konnte. Wir sehen also, dass unter Ernährungsbedingungen, die so gleichartig sind, als man es nur wünschen kann, zwei Eizellen sich zu ungleichen Zwillingen entwickeln, eine Eizelle aber zu ähnlichen. Ob das Letztere immer eintritt, lässt sich heute noch nicht sagen. Es wäre ja denkbar, dass der Anstoss zur Doppelbildung der Eizelle durch das Eindringen zweier Samenfäden gegeben würde, diese aber würden schwerlich — wie oben gezeigt wurde — ganz identische Vererbungstendenzen enthalten, und somit müssten dann aus einer Eizelle

zwei minder ähnliche Zwillinge hervorgehen. Es scheinen in der That „einzelne Fälle beobachtet worden zu sein, in welchen Kinder aus einem Amnios Verschiedenheiten zeigten“. Ich glaube aber nicht, dass stets zwei Samenfäden dazu gehören, damit Zwillingsbildung in einem Ei eintrete. Allerdings wissen wir ja durch Hermann Fol [1]), dass Superfötation bei Seestern-Eiern mehrfach gleichzeitige Ansätze zur Embryonal-Entwicklung hervorruft, aber es entstehen daraus nicht mehrere Embryonen und junge Thiere, sondern die Embryonalentwicklung hört bald auf, und das Ei stirbt ab. Auch die neueren Beobachtungen von Born [2]) an Froscheiern machen es zwar wahrscheinlich, dass das Eindringen von zwei Spermatozoen Doppelbildungen am Ei hervorrufen, aber auch hier handelte es sich immer nur um Missbildungen, nicht um Zwillinge. Von den Zwillingsbildungen aus einem Ei, wie sie für das Vogelei festgestellt sind, wissen wir nichts davon, dass sie in Folge von Superfötation entstanden sind. Wenn aber angenommen werden darf, dass die menschlichen Zwillinge mit hoher Aehnlichkeit nur aus einem Ei herstammen, dann scheint es mir recht wahrscheinlich, dass sie auch nur von einer Samenzelle befruchtet worden sind. Denn es ist nicht abzusehen, wie diese hohe Aehnlichkeit zu Stande kommen sollte, wenn zwei verschiedene männliche Keimzellen dabei im Spiel gewesen wären, von denen wir doch an-

1) Fol, „Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie“, Genève, Bâle, Lyon. 1879.

2) Born, „Ueber Doppelbildungen beim Frosch und deren Entstehung“, Breslauer ärztl. Zeitschrift 1882.

nehmen müssen, dass sie nur äusserst selten, vielleicht sogar niemals identisches Keimplasma enthalten werden. Der Eikern wird sich mit einer Samenzelle verbinden, aber der aus dieser Vereinigung hervorgehende Furchungskern wird sich sammt dem Ei in zwei Tochterkerne theilen, ohne dass die normaler Weise dabei stattfindende ontogenetische Veränderung des Keimplasmas eintritt. Das Kernplasma der beiden Tochterzellen bleibt zunächst noch Keimplasma und dann erst beginnt die ontogenetische Umwandlung desselben, die dann natürlich in beiden in der gleichen Weise erfolgen und zu zwei identischen Sprösslingen führen muss. Das ist wenigstens doch eine mögliche Erklärung, die so lange vorhalten kann, bis die Beobachtung sie bestätigt oder widerlegt, und die zudem durch bekannte Knospungsvorgänge am Ei niederer Thiere gestützt wird.



VI. Zusammenfassung.

Fasse ich die Ergebnisse dieser Schrift kurz zusammen, so ist die fundamentale Thatsache, auf der sich alles Uebrige aufbaut, die, dass bei allen befruchtungsbedürftigen thierischen Eiern zwei Richtungskörperchen als Vorbereitung zur Embryonalentwicklung ausgestossen werden, bei allen parthenogenetischen Eiern nur eines.

Dies beseitigt zunächst eine jede rein morphologische Erklärung des Vorgangs. Wäre derselbe physiologisch bedeutungslos, so müsste die phyletische Reminiscenz einer zweimaligen Theilung des Eikerns beim parthenogenetischen Ei ebenso gut beibehalten worden sein, als beim befruchtungsbedürftigen.

Nach meiner Ansicht bedeutet das erste Richtungskörperchen die Entfernung des nach Erlangung der Reife überflüssig gewordenen ovogenen Kernplasmas, das zweite kann hingegen nur die Entfernung eines Theiles des Keimplasmas selbst bedeuten, und zwar in der Art, dass dadurch die Zahl der Ahnen-Idioplasmen, welche es zusammensetzen, auf die Hälfte reducirt wird. Diese Reduktion muss auch in den männlichen Keimzellen stattfinden, ohne dass es aber bei diesen schon heute

möglich wäre, sie mit Sicherheit auf einen der bisher beobachteten histologischen Vorgänge der Spermatogenese zu beziehen.

Parthenogenese tritt ein, wenn die ganze Summe der von den Aeltern ererbten Ahnen-Keimplasmen im Kern der Eizelle verharrt. Entwicklung durch Befruchtung aber bedingt, dass zuvor die Hälfte dieser Ahnenplasmen aus dem Ei ausgestossen werde, worauf dann die zurückgebliebene Hälfte im Akt der Copulation mit dem Spermakern sich wieder zu der ursprünglichen Zahl ergänzt.

In beiden Fällen hängt der Eintritt der Embryogenese von dem Vorhandensein einer bestimmten, und zwar der gleichen Masse von Keimplasma ab. Diese wird beim befruchtungsbedürftigen Ei durch den Hinzutritt des Spermakerns hergestellt, und der Beginn der Embryogenese folgt daher der Befruchtung auf dem Fusse nach. Das parthenogenetische Ei enthält die nöthige Masse von Keimplasma schon in sich, und dieselbe tritt in Thätigkeit, sobald der eine Richtungskörper das Ei vom ovogenen Kernplasma befreit hat. Die früher einmal von mir aufgeworfene Frage: wann ist das parthenogenetische Ei entwicklungsfähig? lässt jetzt die präcise Antwort zu: unmittelbar nach Ausstossung des Richtungskörpers.

Für die Theorie der Vererbung ergibt sich aus Vorstehendem die bedeutungsvolle Folgerung, dass die Keimzellen eines bestimmten Individuums nicht die gleichen Vererbungstendenzen enthalten, sondern dass sie alle in dieser Beziehung verschieden sind, dass keine genau die-

selbe Combination von Vererbungstendenzen enthält, wie die andere, und dass eben hierauf die längst bekannte Verschiedenheit der Kinder eines menschlichen Aelternpaares beruht.

Der tiefere Sinn dieser Einrichtung muss aber wohl ohne Zweifel in der dadurch unausgesetzt erhaltenen und stets wieder neu combinirten individuellen Variabilität gesehen werden, wie denn dadurch die geschlechtliche Fortpflanzung selbst um so mehr in dem Lichte einer Einrichtung erscheint, durch die ein immer wechselnder Reichthum individueller Gestaltung hervorgerufen wird.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 343

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Oscar und Richard Hertwig,

o. ö. Professoren an den Universitäten Jena und München.

Untersuchungen
zur
Morphologie und Physiologie der Zelle.

Heft 1.

Die Kerntheilung bei Actinosphaerium Eichhorni.

(Von R. Hertwig.)

Mit 2 lithographischen Tafeln. — 1884. Preis: 2 Mark.

Heft 2.

Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen?

(Von O. Hertwig.)

Mit 1 lithographischen Tafel. — 1884. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Heft 3.

Das Problem der Befruchtung
und der Isotropie des Eies,
eine Theorie der Vererbung.

(Von O. Hertwig.)

1884. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Heft 4.

Experimentelle Untersuchungen
über die
Bedingung der Bastardbefruchtung.

(Von O. und R. Hertwig.)

1885. Preis: 1 Mark 60 Pf.

Heft 5.

Ueber den
Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies
unter dem Einfluss äusserer Agentien.

(Von O. und R. Hertwig.)

Mit 7 lithographischen Tafeln — 1887. Preis: 8 Mark.

Dr. Oscar Hertwig,

o. ö. Professor der Anatomie und vergleichenden Anatomie, Direktor des anatomischen Instituts der Universität Jena.

Lehrbuch
der
Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere.

Erste Abtheilung.

Mit 128 Abbildungen im Text und zwei lithographischen Tafeln.

Preis: 4 Mark 50 Pf.

Die zweite (Schluss-) Abtheilung wird im Herbste 1887 erscheinen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Soeben erschien:

Geheimrat Professor Dr. A. v. Kölliker,

Der jetzige Stand

der morphologischen Disciplinen

mit Bezug auf allgemeine Fragen.

Rede gehalten bei Eröffnung der ersten Versammlung der Anatomischen Gesellschaft zu Leipzig am 14. April 1887.

Preis: — 60 Pf.

Eduard Strasburger,

o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Neue Untersuchungen

über den

Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen

als Grundlage für eine

Theorie der Zeugung.

Mit Zwei lithographirten Tafeln.

1884 Preis: 5 Mark.

Prof. Dr. Wiedersheim,

Director des anatomischen und vergl. anatomischen Instituts der Universität Freiburg i. Br.

Lehrbuch

der

vergleichenden Anatomie

der

Wirbelthiere

auf Grundlage der Entwickelungsgeschichte bearbeitet.

Mit 614 Holzschnitten.

Zweite vermehrte und verbesserte Auflage.

1886. Preis broschiert 24 Mark, elegant gebunden 27 Mark.

Dr. Ernst Ziegler,

Professor der pathologischen Anatomie und der allgemeinen Pathologie an der Universität Tübingen.

Können

erworbene pathologische Eigenschaften vererbt werden

und

wie entstehen erbliche Krankheiten

und Missbildungen.

1886. Preis broch.: 1 Mark 20 Pf.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 343

Arthur E. Shipley.

ÜBER

DIE BILDUNG DER RICHTUNGSKÖRPER

BEI THIERISCHEN EIERN.

AUGUST WEISMANN

C. ISCHIKAWA.

I.

FREIBURG I. B. 1887.

Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu [illegible]
Band III

SEPARAT-ABDRUCK
AUS DEN
BERICHTEN DER NATURFORSCHENDEN GESELLSCHAFT
ZU FREIBURG I. B.
BAND III. (1887) HEFT 1.
VERLAG VON J. C. B. MOHR (PAUL SIEBECK) IN FREIBURG I. B.

Ueber die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern.

Von

A. Weismann und **C. Ischikawa.**

Mit Tafel I—IV.

Einleitung.

Schon im Sommer 1885 machte der Eine von uns die Entdeckung, dass bei einem parthenogenetischen Ei, nämlich bei dem Sommerei von Polyphemus Oculus, sich ein Richtungskörperchen bilde. Es gelang ihm, die Umwandlung des Keimbläschens zur Richtungsspindel, die zellige Natur des Richtungskörpers und seine spätere Theilung in zwei Zellen zu beobachten, sowie auch festzustellen, dass unmittelbar nach der Abschnürung des beobachteten Richtungskörpers die im Ei zurückbleibende Kernhälfte sich zum Furchungskern umwandelt. Damit war also einerseits erwiesen, dass von einem parthenogenetischen Ei ein Richtungskörper gebildet wird, und andererseits, dass mindestens in diesem einen Fall nur ein primärer Richtungskörper gebildet wird.

Da es theoretisch von Interesse erscheinen musste, dass parthenogenetische Eier Richtungskörper bilden können, so wurde dieser Theil der Beobachtung auch noch in demselben Sommer zu allgemeiner Kenntniss gebracht[1]), der andere Theil derselben aber

[1]) WEISMANN, Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena 1885. pag. 122.

einstweilen noch nicht betont, da erst untersucht werden musste, ob die Bildung von nur einem Richtungskörper etwa eine allgemeine, allen parthenogenetischen Eiern zukommende Eigenthümlichkeit sei und nicht blos eine mehr zufällige Erscheinung. Nun hatten ja allgemeine Ueberlegungen den Beobachter dieses ersten Falles schon längst zu der Ansicht geführt, dass die sog. „Richtungskörperchen" der thierischen Eier keineswegs die bedeutungslosen Gebilde seien, für welche sie von vielen Forschern gehalten wurden, und wenn diese Ansicht richtig war, so konnte auch die Zahl derselben um so weniger bedeutungslos sein, als es sich ja dabei um eine ein- oder zweimalige Halbirung des in der Eizelle enthaltenen Kernmaterials handelte. Unsere heutigen Anschauungen aber sehen bekanntlich in der Kernsubstanz den wichtigsten Theil der ganzen Zelle, die Substanz, welche das Wesen der ganzen Zelle bestimmt, mag man sich das nun vorstellen, wie man will und kann. Es sollen am Schluss dieser Abhandlung die Ansichten zusammengestellt werden, welche die verschiedenen Forscher über die Bedeutung der Richtungskörper geäussert haben als Einleitung zu der Ansicht, welche sich uns selbst aus den neugewonnenen Thatsachen, zusammengehalten mit den schon bekannten, ergeben hat. Man wird dort mit Interesse sehen, wie ungemein verschieden die Deutungen sind, denen die „Richtungskörper" im Laufe der Zeit unterworfen wurden, wie geringfügig und gänzlich bedeutungslos die Einen sie beurtheilten, während Andere sich bemühten, ihnen irgend eine hohe physiologische Bedeutung zuzuschreiben.

War man einmal der letzteren Ansicht und vermuthete man eine Bedeutung dieser sonderbaren Auswürflinge des Eies, dann musste nach der eben mitgetheilten Beobachtung die Aufgabe sich darstellen, durch eine möglichst ausgedehnte Reihe von Untersuchungen festzustellen, ob wirklich ein Unterschied in der Zahl der Richtungskörper bestehe in dem Sinne, dass von allen parthenogenetischen Eiern nur eines, von allen befruchtungsbedürftigen aber deren zwei gebildet würden. Es konnte dies nichts Geringeres bedeuten, als dass die Kernsubstanz des Eies bei ersteren nur halbirt wird, bei letzteren aber geviertheilt. Wenn aber die Kernsubstanz des Eies als gleichbedeutend mit „Vererbungssubstanz" betrachtet werden muss, so standen, falls diese Vermuthung sich bestätigte, bedeutungsvolle Blicke in das Geheimniss der geschlechtlichen Fortpflanzung in Aussicht.

Das Erste, was zu geschehen hatte, war die kritische Durchsicht der bisherigen Beobachtungen über Richtungskörper; denn hätte

sich gezeigt, dass auch befruchtungsbedürftige Eier gelegentlich nur einen Richtungskörper bilden, so hätte die Zahl dieser Körper jedenfalls in diesem Sinne nicht Bedeutung haben können. Es zeigte sich indessen bei einer möglichst umfassenden Durchsicht der Litteratur, dass dem nicht so ist, dass vielmehr in allen genau beobachteten Fällen zwei Richtungskörper von befruchtungsbedürftigen Eiern gebildet werden.

So ergab sich denn die weitere Aufgabe, zu untersuchen, ob die Bildung nur eines Richtungskörpers eine allgemeine Eigenthümlichkeit der parthenogenetisch sich entwickelnden Eier sei. Eine möglichst grosse Zahl von parthenogenetischen Eiern musste auf die Bildung von Richtungskörpern untersucht werden, womöglich auch Arten aus verschiedenen Thiergruppen. Schon im Sommer 1886 konnte der Eine von uns in gedrängter Darstellung eine Anzahl von Fällen mittheilen [1]), in welchen sich der Vorgang in der angedeuteten Weise abspielte, und es durfte schon damals mindestens doch der Schluss gezogen werden, „dass bei den parthenogenetischen Eiern der Daphniden ein echtes Richtungskörperchen bei der Eireifung ausgestossen wird“. Seither ist es uns nun gelungen, auch für die Ostracoden und Rotatorien festzustellen, dass ihre parthenogenetischen Eier Richtungskörper bilden, und zwar immer nur einen einzigen, und es ist damit die Allgemeinheit der Erscheinung um Vieles sicherer geworden. Wir geben nun in der vorliegenden Abhandlung alle diese Fälle in ausführlicher Darstellung, ohne übrigens damit auf eine weitere Fortsetzung unserer Untersuchungen nach dieser Richtung hin zu verzichten. Wir hoffen im Gegentheil, die Zahl der Beobachtungen später noch vermehren und so den Inductionsbeweis für die Allgemeinheit und Gesetzmässigkeit des Vorgangs noch verstärken zu können.

Diesem ersten Abschnitt wird dann als zweiter eine Uebersicht der in der Litteratur enthaltenen Beobachtungen über Bildung von Richtungskörperchen folgen, durch welchen der Nachweis geführt werden soll, dass in der That bei allen befruchtungsbedürftigen Eiern, soweit die Untersuchungen reichen, zweimalige Theilung des Kernmaterials des Eies und also auch Bildung von zwei primären Richtungskörpern stattfindet.

Es ist nun aber bekannt, dass noch nicht bei allen Klassen

---

[1]) Weismann, Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern. Zool. Anzeiger 1886. pag. 570.

des zoologischen Systems Richtungskörper beobachtet wurden und dass in manchen Klassen diese Beobachtungen äusserst spärlich sind, woraus dann wiederum folgt, dass auch die Zahl der Richtungskörper für die befruchtungsbedürftigen Eier gar mancher Thiergruppe noch nicht festgestellt sein kann, ganz abgesehen davon, dass man gerade der Zahl derselben bisher überhaupt keine Aufmerksamkeit geschenkt hatte.

Wir haben uns deshalb bemüht, auch nach dieser Seite hin die vorliegenden Thatsachen zu vermehren, und werden die betreffenden Beobachtungen in einem später erscheinenden dritten Abschnitt folgen lassen. Dort werden dann auch diejenigen Fälle ihren Platz finden, in welchen es uns gelang, bei einer Art, deren parthenogenetische Eier wir im ersten Abschnitt behandelt haben, auch in ihren befruchtungsbedürftigen Eiern auf ihre Richtungskörperbildung zu untersuchen und so also den Gegensatz in Bezug auf die Reifung bei parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern an ein und derselben Art zur Anschauung zu bringen.

I.

Die Richtungskörperbildung bei parthenogenetischen Eiern.

Eigentliche Parthenogenese ist bisher nur bei Crustaceen, Insecten und Rotatorien beobachtet worden, wenn man absieht von den bei Protozoen beobachteten Fällen von ungeschlechtlicher Fortpflanzung, die zwar äusserlich der Parthenogenese gleichen, sehr wahrscheinlich aber einen anderen Ursprung haben als die Parthenogenese der Metazoen. Da für diese letzteren der Ausdruck erfunden ist, so sollte man ihn auch allein auf solche Fälle anwenden, welche mit der bei ihnen vorkommenden Art der Fortpflanzung übereinstimmen, und deshalb von Parthenogenese nur bei Metazoen sprechen. Denn die als Parthenogenese bezeichnete Fortpflanzung der Blattläuse, Wasserflöhe, Bienen u. s. w. hat sich zweifellos aus der geschlechtlichen Fortpflanzung erst secundär herausgebildet, wie der Eine von uns schon vor langen Jahren betont hat. Dafür spricht nicht nur die einzellige Beschaffenheit der Fortpflanzungskörper, der Eier und ihre in manchen Fällen mit den befruchtungsbedürftigen Eiern völlig identische Structur (Apus), sondern vor Allem auch

das Vorhandensein von Befruchtungs-Apparaten (Receptacula seminis) bei Arten oder bei gewissen Generationen von Arten, die sich gar nicht geschlechtlich fortpflanzen. Ob nun die ungeschlechtliche Fortpflanzung, welche man bei Volvocineen als Parthenogenese bezeichnet hat, ebenfalls aus geschlechtlicher Fortpflanzung durch Ausfall der Befruchtung entstanden ist, dürfte zum mindesten zweifelhaft sein, und solange dies nicht feststeht, wird man gut thun, sie auch nicht als Parthenogenese zu bezeichnen. Parthenogenese würde demnach einfach und bestimmt als Fortpflanzung durch unbefruchtete Eier zu bezeichnen sein, wie eine solche bis jetzt nur bei den oben genannten Gruppen der Metazoen festgestellt ist oder doch in dieser Abhandlung festgestellt werden wird, da dies für die Rotatorien bisher noch nicht unzweifelhaft geschehen war.

Es soll nun die Bildung der Richtungskörper zuerst bei den Daphniden, sodann bei den Ostracoden und zuletzt bei den Rotatorien geschildert werden.

Die Sommereier der Daphniden.

Es ist längst bekannt, dass sich die sog. „Sommereier“ der Daphniden parthenogenetisch entwickeln; häufig fehlen die Männchen zur Zeit ihrer Bildung; aber wenn sie auch vorhanden sind, so werden doch Weibchen, welche Sommereier tragen, nicht begattet, und der Versuch hat erwiesen, dass von Geburt auf isolirte Weibchen aus Sommereiern Nachkommen hervorbringen. Diese Thatsache wurde schon von J. C. Schäffer[1]) im Jahre 1755 festgestellt, der sie freilich noch nicht ganz richtig würdigte, wenn er daraus schloss, dass „diese Thierchen sich im Fall der Noth auch ohne Befruchtung vermehren können“. Schäffer sowohl als auch sein nächster Nachfolger auf diesem Gebiete, der vortreffliche Ramdohr[2]), hielt noch dazu diese ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Individuen für Zwitter, und erst Jurine[3]), der berühmte Genfer Naturforscher aus dem Anfang dieses Jahrhunderts, verschaffte der seither gültigen Meinung den Sieg, dass es sich hier nicht um Selbstbefruchtung, sondern um ungeschlechtliche Fortpflanzung handle.

---

[1]) J. C. Schäffer, Der krebsartige Kiefenfluss u. s. w. Regensburg 1756.

[2]) Ramdohr, Mikrographische Beiträge z. Entomologie u. Helminthologie. 1. Beiträge zur Naturgeschichte einiger deutscher Monoculusarten. Halle 1805.

[3]) Jurine, Histoire des Monocles, qui se trouvent aux environs de Genève. Genève et Paris 1820.

Gerade JURINE aber verwirrte die Sache dadurch, dass er die Existenz einer zweiten Art von Eiern, der „Wintereier“, bei den Daphniden gänzlich verkannte und, da er im Herbst Männchen bei seinen Daphniden beobachtete, daraus den irrigen Schluss zog, dieselbe Art von Eiern, die Sommereier, würden im Herbst von den Männchen befruchtet. Wohl hatte er die Wintereier gesehen und genau beschrieben, aber er erkannte nicht ihre Bedeutung, sondern hielt sie sammt ihrer eigenthümlichen Schutzhülle für eine pathologische Erscheinung: „la maladie de la selle“. Der Entdecker der Wintereier ist RAMDOHR, der schon fünfzehn Jahre vor den Arbeiten JURINE's das Ephippium ganz richtig als einen Schutzapparat für das überwinternde Ei erkannt hatte.

Dass dasselbe befruchtet werde, schloss derselbe Beobachter aus der oft beobachteten Begattung der Männchen mit solchen Weibchen, welche Wintereier im Ovarium trugen, dass aber Wintereier befruchtungsbedürftig sind, d. h. dass sie sich nicht zum Embryo entwickeln können, wenn sie unbefruchtet bleiben, das wurde erst vor etwa einem Jahrzehnt durch den Einen von uns[1]) nachgewiesen. Die entgegengesetzte Frage, ob Sommereier befruchtet werden können, liess sich damals noch nicht entscheiden; sie wird aber jetzt durch die hier mitgetheilten Thatsachen entschieden werden, und zwar in verneinendem Sinn.

Bei den Untersuchungen, die nun hier folgen, handelte es sich für uns nicht nur darum, die Anwesenheit von Richtungskörpern bei den parthenogenetischen Eiern der Daphniden als allgemein zu erweisen, sondern vor Allem auch darum, festzustellen, ob die Bildung von nur einem Richtungskörper überall durchgehe. Dazu war es nöthig, die Möglichkeit, dass ein zweites Richtungskörperchen, welches vor oder nach dem allein beobachteten hätte gebildet und übersehen worden sein können, unzweifelhaft ausgeschlossen werde. Es musste somit einerseits gezeigt werden, dass die Umwandlung des Keimbläschens im reifen Ei direct zur Bildung des beobachteten Richtungskörpers führe, und andererseits, dass nach der Theilung der ersten Richtungsspindel dessen proximale Hälfte sich zum Furchungskern umwandle. Dies ist uns in mehreren Fällen mit aller Bestimmtheit gelungen. Wir beobachteten am lebenden Thier das Emporsteigen des Keimbläschens und dessen Verschwinden,

---

[1]) WEISMANN, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Leipzig 1876—1879, und Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 27—30.

sahen unmittelbar darauf an dem befreiten Thier das Ei in den Brutraum übertreten und konnten nun an diesem die Richtungsspindel nachweisen. Andere Thiere, welche um einige Minuten später getödtet worden waren, zeigten dann das Richtungskörperchen an der Oberfläche des Eies und die proximale Hälfte der Richtungsspindel in ihrer Umwandlung zum Furchungskern. Noch etwas später getödtete Thiere liessen wieder denselben einen Richtungskörper erkennen und zugleich den in der ersten Embryonaltheilung begriffenen, in der Tiefe des Eies liegenden Furchungskern. Wenn dieser Nachweis auch nicht bei allen untersuchten Arten in der gleichen Vollständigkeit erbracht werden konnte, so kann doch an der Thatsache selbst, dass überall bei den parthenogenetischen Eiern der Daphniden nur ein primärer Richtungskörper gebildet wird, kein Zweifel sein. Nachdem man einmal weiss, dass dieser eine Richtungskörper, mag er erst nach dem Austritt des Eies in den Brutraum oder auch schon vorher gebildet werden, dennoch niemals verloren geht, sondern stets dem Ei innig anhaftet, eingesenkt in die Rindenschicht desselben, so ist der Nachweis genügend, dass zur Zeit der Bildung des ersten Furchungskerns nur ein Richtungskörper vorhanden ist.

Wir bedienten uns verschiedener Methoden der Untersuchung. Theils wurden die Eier am lebenden Thier untersucht, theils auf Schnitten, theils auch wurden die Thiere mit einer starken alkoholischen Sublimatlösung getödtet, und dann die Eier aus dem Brutraum herauspräparirt und ganz untersucht. Die letztere Methode ist sehr bequem, wenn es sich um dotterarme Eier handelt oder überhaupt nur um die Auffindung des Richtungskörpers. Nachträgliche Auswaschung des Sublimats und Färbung mit Methylgrün liefert oft sehr lehrreiche und schöne Bilder. An lebenden Eiern ist der Richtungskörper nicht zu erkennen, und es bedarf immer erst eines Zusatzes von Sublimat oder auch Essigsäure mit oder ohne Methylgrün, um ihn sichtbar zu machen.

I. Leptodora hyalina.

Dass zur Zeit der Eireife das Keimbläschen an die Oberfläche des Eies emporsteigt und dort verschwindet, ist schon vor geraumer Zeit von dem Einen von uns [1]) gezeigt worden, und zwar sowohl für

---

[1]) Weismann, Ueber Bau und Lebenserscheinungen von Leptodora hyalina. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 24. 1874.

die parthenogenetischen Sommereier als für die befruchtungsbedürftigen Wintereier. Ob aber nun das Keimbläschen sich zu einer Kernspindel umwandelt, nachdem es die Oberfläche erreicht hat oder wie sonst sein Verschwinden zu deuten ist, darüber konnte damals noch kein Aufschluss gegeben werden.

Es ist nun seither gelungen, die Umwandlung des peripherisch liegenden Keimbläschens zu einer Kernspindel zu beobachten, und zwar zuerst 1880. Die Eier von Leptodora hyalina bieten die Möglichkeit, das Verschwinden des Keimbläschens direct am lebenden Thier zu beobachten. Man sieht das grosse kuglige oder eiförmige Keimbläschen, nachdem es in die Rinde des Eies emporgestiegen ist, im Laufe von drei Stunden allmählich blasser werden. Es braucht dabei nicht im geringsten seine Gestalt zu ändern, thut dies aber, wenn der Druck des Deckgläschens ein allzu starker ist, so dass die umgebenden Dotterkugeln gegen das Keimbläschen andrängen und es hier und da etwas einbuchten. Unter normaleren Verhältnissen aber geschieht dies nicht, der Umriss des Bläschens bleibt vielmehr völlig glatt, wird nur immer matter, nimmt dann vollständig das Aussehen einer der grossen mattglänzenden und farblosen Dotterkugeln an (Fig. 24 Taf. II) und verschwindet schliesslich dem beobachtenden Auge vollständig. Sein Platz wird dann aber nicht etwa von Dotterkugeln eingenommen, sondern es bleibt nach- wie vorher ein heller Fleck zwischen den Dotterelementen, der sich von der angrenzenden Protoplasmarinde des Eies durchaus nicht unterscheiden lässt; es sieht ganz aus, als habe sich das gesammte Keimbläschen langsam in Zellkörpersubstanz umgewandelt. Setzt man aber dann 2% Essigsäure zu, so erscheint dasselbe mit scharfem Contour wieder, granulirt, wie das umgebende Protoplasma, und hat man einige Minuten vom Verschwinden an verstreichen lassen, so erkennt man eine grosse deutliche Spindelfigur im Innern der Kugel, welche schräg zur Oberfläche des Eies steht (Fig. 25 Taf. II). Schon zur Zeit des Emporsteigens enthält das Keimbläschen häufig keinen eigentlichen Nucleolus mehr, wohl aber feine Körner, die unregelmässig zerstreut theils der Membran anliegen, theils mehreren äusserst blassen Binnenkugeln aufsitzen, den Resten des zerfallenen Nucleolus (Fig. 23). Alle diese Gebilde verschwinden mit dem Keimbläschen selbst (Fig. 24) und treten auch durch Essigsäure nicht wieder in die Erscheinung.

Der Vorgang ist bei Wintereiern ganz derselbe, wie bei Sommereiern, lässt sich aber bei beiden nicht bis zur Abschnürung des Richtungskörperchens verfolgen, weil dieselbe erst nach dem

Austritt des Eies in den Brutraum erfolgt. Dieser Austritt aber kann künstlich nicht erzwungen werden und geht überhaupt in Gefangenschaft nur ganz ausnahmsweise vor sich.

Dagegen aber gelang es, an einem frisch gefangenen Thier mit zwei eben ausgetretenen Sommereiern das Richtungskörperchen zu beobachten. Es lag unmittelbar unter der dünnen Schale, eingedrückt in die Oberfläche des Eies, war rundlich und liess sehr gut einen Kern erkennen. Am lebenden Ei war es nicht zu sehen, trat vielmehr erst auf nach Zusatz von alkoholischer concentrirter Sublimatlösung. Leider verunglückte das Präparat, so dass es nicht in Schnitte zerlegt werden konnte, und trotz aller Mühe gelang es später nie wieder, so junge Eier zu erhalten. In beiden Eiern war nur ein Richtungskörperchen vorhanden, jedes von 0,03 mm Durchmesser bei einem Eidurchmesser von 0,23 mm. Fig. 26 Taf. II. stellt eines der Eier dar in Oberflächenansicht; D Dotterkugeln, die häufig polygonal abgeplattet sind, Rk Richtungskörper. Die dünne Dotterhaut war schon vorhanden, wenn sie auch hier nicht sichtbar ist. Die Richtungszelle schwindet hier sehr früh. Das zweizellige Furchungsstadium kam uns nicht zur Beobachtung, wohl aber der Uebergang von diesem zum vierzelligen; Fig. 27 zeigt ein solches Sommerei nach Behandlung mit Sublimatalkohol und Färbung mit Methylgrün. Man sieht in der Tiefe des farblosen Dotters vier grün gefärbte Zellen, deren Kerne noch durch Spindelfasern paarweise verbunden sind. Die Zellkörper senden sternförmig Ausläufer nach allen Richtungen aus, die sich zwischen den Dotterkugeln verlieren. Fig. 28 gibt das achtzellige Stadium, welches sich von dem vorhergehenden wesentlich dadurch unterscheidet, dass die sternförmigen Zellen nun auf der Oberfläche des Eies liegen. Das Richtungskörperchen ist in beiden zuletzt erwähnten Stadien nicht mehr vorhanden; es hätte uns bei der angewandten Färbungsmethode nicht entgehen können, da alle protoplasmatischen Gebilde durch ihr starkes Grün von dem durchsichtigen, farblosen Dotter auffallend abstechen, und man überdies das kuglige Ei nach allen Richtungen bequem drehen kann. Das Ei ist auch so durchsichtig, dass man die auf der abgewandten Kugelfläche liegenden Zellen deutlich durchschimmern sieht (Fig. 28). In Fig. 29 ist das nächstfolgende Stadium bei stärkerer Vergrösserung dargestellt, so dass man sieht, wie die feinen Ausläufer der Zellen zusammenstossen und ein Netzwerk bilden, welches die Dotterkugeln zwischen sich fasst. Fig. 30 gibt ein noch weiter vorgerücktes Stadium.

2. Bythotrephes longimanus.

Auch in den kleinen und dotterlosen Eiern von Bythotrephes steigt das Keimbläschen bei Eintritt der Eireife in die Höhe, erblasst allmählich und verschwindet dem Auge. Sublimatlösung macht es dann wieder sichtbar und zeigt zugleich an Eiern, die frisch in den Brutraum übergetreten sind, den Beginn der Spindelbildung innerhalb des dann noch scharf hervortretenden Umrisses des Keimbläschens. Wir sahen dies an solchen Eiern, deren unverändertes Keimbläschen kurze Zeit vorher, als das Ei noch im Ovarium lag, beobachtet worden war, so dass kein Zweifel darüber herrschen kann, dass im Ovarium noch kein Richtungskörperchen abgetrennt wird. Erst fünf Minuten nach dem Austritt aus dem Ovarium ist die Richtungsspindel fertig, zeigt die „Kernplatte" und steht senkrecht zur Oberfläche des Eies, welches jetzt bereits anfängt, eine dünne Dotterhaut abzuscheiden. Während dies geschieht, erfolgt die Theilung der Spindel, die periphere Hälfte bildet sich zu einem im Verhältniss zum Ei sehr grossen Richtungskörper aus, die centrale Hälfte wird zum Eikern, der bei dem parthogenetischen Ei zugleich Furchungskern ist. Fig. 10 Taf. I zeigt die beiden Kerne schon gebildet, aber noch durch einige Spindelfasern verbunden. Um den Furchungskern bilden sich schon wieder zwei neue Sonnen, die Pole der ersten Furchungsspindel. Leider kann man den ganzen Vorgang nicht im Zusammenhang an ein und demselben Ei beobachten, weil am lebenden Ei nichts von den Kernen zu erkennen ist; man ist also auf die Combinirung einzelner Stadien angewiesen. Wir haben dieselben aber in hinreichender Menge vor uns gehabt, so dass über die Deutung kein Zweifel bestehen kann.

Bei der Theilung des Furchungskerns zeigten die Spindelfasern in ihrer Längsmitte spindelförmige Anschwellungen, die Chromatinstäbchen, die sich mit Methylgrün färbten, und der helle Raum an den Polen der Spindel liess fünf oder sechs helle Blasen erkennen, in deren Innern ebenfalls ein färbbares Korn lag. Je drei davon sind in der Zeichnung sichtbar. Die Sonnen, welche von diesen Polen ausstrahlten, liessen sich bis an die Oberfläche des Eies verfolgen. In anderen Eiern von nahezu demselben Stadium traten trotz der gleichen Behandlung diese Gebilde an den Polen der Spindel nicht hervor. Die Richtungszelle (Rk) mit Kern bleibt unverändert und liegt in der Nähe des späteren animalen Pols des Eies. Der Eikörper theilt sich nach der Bildung der beiden

ersten Furchungskerne (Fig. 12—15), dann wandelt sich jeder Furchungskern wieder zur Spindel um, und das Ei theilt sich abermals und zwar senkrecht auf dis erste Theilungsebene. Nun streckt sich auch die Richtungszelle in die Länge (Fig. 16 und 17) und theilt sich sammt Kern in zwei secundäre Zellen, worauf dann die eine von ihnen sich nochmals theilt. Diese drei kleinen Zellen liegen nun am animalen Pol des Eies in einer Lücke zwischen den vier hier mit ihren Spitzen zusammenstossenden Furchungszellen. Kurze Zeit nach vollendeter Viertheilung des Eies (Fig. 18) zeigen die Richtungskörperchen schon Zeichen rückschreitender Umwandlung; ihr Körper wird auffallend körnig und lässt den Kern nicht mehr deutlich, sehr deutlich dagegen noch die Kernkörperchen erkennen.

Während nun das Ei rasch heranwächst im nährenden Fruchtwasser des Brutraumes, werden die Richtungskörper immer kleiner und rücken mehr in die Tiefe zwischen den Furchungskugeln. Man findet dann stets nur zwei Körperchen, aber oft noch feine Zerfallkörnchen daneben, als ob ein drittes sich aufgelöst, oder als ob Theile von den beiden Körperchen sich losgelöst hätten (Fig. 19 und 20).

Noch im Stadium von 32 Furchungszellen erkennt man in dem axialen Hohlraum zwischen diesen die zwei winzigen, jetzt länglichen Richtungskörperchen; später sind sie verschwunden.

3. Polyphemus Oculus.

Bei dieser Art verhält sich alles ganz ähnlich, wie bei Bythotrephes. Die Sommereier sind auch hier fast dotterlos und sehr klein. Während das Ei noch im Ovarium liegt, findet die Umwandlung des Keimbläschens zur Richtungsspindel statt, wie Fig. 1 beweist, die Abschnürung der Richtungszelle erfolgt aber erst, nachdem das Ei in den Brutraum übergetreten ist und seine Dotterhaut gebildet hat. Auf dieselbe Weise, wie bei Bythotrephes, gelang es uns auch hier festzustellen, dass nur ein Richtungskörper vom Ei ausgestossen wird. Wir beobachteten an ein und demselben Thier die Entwicklung der Eier im Ovarium, sahen das Keimbläschen an der Oberfläche des Eies verschwinden, kurze Zeit darauf das Thier sich häuten, dann die Eier in den Brutraum austreten und konnten dann an den mit Sublimat zwei Minuten später getödteten Eiern die Richtungsspindel nachweisen (Fig. 2). Es ist also vollkommen

sicher, dass nicht etwa schon im Ovarium ein erstes Richtungskörperchen ausgestossen wird, was dann beim Austritt des hüllenlosen Eies verloren ginge. Uebrigens gehen die dem Ei anliegenden Gebilde auch gar nicht so leicht verloren. Zu unserer Ueberraschung beobachteten wir einmal ein Ei im Brutraum, welches die drei Nährzellen noch an sich trug als kleine, sehr blasse und schwer sichtbare Gebilde, die dem Ei dicht auflagen und jedenfalls innerhalb der Dotterhaut sich befanden (Fig. 4); denn das Ei hatte diese Dotterhaut bereits abgeschieden, hatte die Richtungszelle, Rk, schon ausgestossen und war in das erste Furchungsstadium eingetreten; in der Tiefe, halb bedeckt von der Richtungszelle, erkennt man die erste Furchungsspindel.

Die Dotterhaut ist gebildet, noch bevor die Richtungszelle sich ganz abgeschnürt hat; dies beweist Fig. 3, welche ein Stadium unmittelbar vor dieser Abschnürung darstellt. Die Fasern der schräg nach oben gerichteten Spindel sind theilweise noch erkennbar, das Richtungskörperchen, Rk, aber ist im Begriff, sich zu bilden, und der Furchungskern, Fk, ist bereits mit einem mächtigen Strahlenhof umgeben. Die Dotterhaut, Dh, ist sehr zart, aber vollkommen deutlich.

Wenn die Richtungszelle sich ganz losgelöst hat, besitzt sie einen rundlichen, manchmal auch in Spitzen ausgezogenen, also wohl amöboiden Körper von 0,008—0,010 mm Durchmesser und einen klaren, hellen Kern (Fig. 4, 5 und 6). Der Furchungskern wandelt sich dann rasch zur Spindel mit zwei polaren Sonnen um, und die erste Theilung des Eies beginnt. Fig. 5 zeigt ein Ei, bei dem die Strahlen der Sonnen sich bis an die Oberfläche des Eies erstrecken, und bei welchem bereits die erste Furche einseitig einschneidet. Die Richtungszelle liegt hier von vornherein an der Stelle, welche dem animalen Pol des Eies entspricht, ungefähr wenigstens. Sie theilt sich später in zwei Zellen, aber erst nach vollendeter Viertheilung des Eies (Fig. 7). In der einen dieser so entstandenen secundären Richtungszellen liess sich auch die Spindelfigur des Kerns nachweisen (Fig. 7), und in manchen Eiern fand man dann am animalen Pol in der Vertiefung zwischen den Spitzen der Furchungszellen zwei ganz gleich grosse Richtungszellen. Oft aber lag noch ein Zerfallkörnchen daneben, oder die zweite Zelle war schon wieder in einige Stücke zerfallen, die zu klein und zu ungünstig gelagert waren, als dass sich über ihre Zellnatur Sicheres hätte ausmachen lassen (Fig. 8). Wahrscheinlich sind es nur Zerfallproducte, denn

in den folgenden Furchungsstadien ist nichts mehr von ihnen, oder überhaupt von Richtungskörperchen mehr zu sehen; sie werden vollkommen resorbirt.

4. Die Gattung Moina.

Zwei Arten dienten zur Untersuchung, Moina rectirostris und paradoxa; bei beiden verläuft der Vorgang in derselben Weise. Die Gattung ist für die Untersuchung am frischen Material wohl die günstigste unter allen Gattungen der Daphninae und Lynceinae, weil ihre Sommereier kaum mehr Dotter enthalten, als die von Polyphemus oder Bythotrephes.

Die Abschnürung der Richtungszelle findet hier ein wenig früher statt, als bei den eben genannten Arten, nämlich schon im Ovarium, unmittelbar vor dem Austritt der Eier in den Brutraum. Dass dieses etwas frühere Eintreten des Vorgangs hier die Regel ist, dafür spricht die Beobachtung, dass Eier, die sofort getödtet wurden, nachdem sie eben in den Brutraum eingetreten waren, die Richtungszelle bereits aufwiesen, ja in einem Falle noch die Fasern der Kernspindel deutlich erkennen liessen, welche die Richtungszelle mit dem in der Tiefe gelegenen Furchungskern verbanden (Fig 21). Damit stimmt vollkommen die Beobachtung von Grobben [1]), der den von ihm schon gesehenen, und vermuthungsweise als Richtungskörper richtig gedeuteten Körper ebenfalls an dem frisch gelegten Ei schon vorfand. Er sagt darüber: „Zum sicheren Nachweis seiner Natur als Richtungskörper wäre nöthig, die Abstammung desselben vom Eikern aus zu beobachten. Dieser Process läuft aber schon im Ovarium ab, da das eben gelegte Ei den genannten Körper immer bereits an der Oberfläche trägt.“ Die Abschnürung der Richtungszelle im Ovarium lässt sich natürlich nur unter besonders günstigen Umständen wahrnehmen. Wir konnten aber in einem Fall ein unter dem Deckglas festgelegtes lebendes Thier mehrere Stunden hindurch beobachten, und sahen da, wie die Richtungsspindel, deren Bildung im Ovarialei wir an Präparaten bereits festgestellt hatten, in der Mitte des dem Rücken des Thieres zugewandten Eirands stark hervordrängte, und wie sich dann ein ziemlich grosser Protoplasmakörper von der Eizelle löste, in dessen Innern die Fasern der Kernspindel deutlich zu erkennen waren. Der Austritt erfolgte rasch und der grosse

1) C. Grobben, Die Embryonalentwicklung von Moina rectirostris. Arbeiten des Wien. zool. Instituts. Bd. 2. 1879.

Ballen des Richtungskörpers lag dann in einer ziemlich tiefen Nische des Eikörpers und ragte, von der feinen Tunica propria des Ovariums überzogen, in den Blutsinus der Rückengegend hinein, dicht anstossend an einen der schwingenden Fäden, an welchen das Herz aufgehängt ist. Durch heftige Bewegungen, die das Thier zu seiner Befreiung aus der Zwangslage anstellte, verschob sich dann die Richtungszelle und trat ganz aus der Nische, um bei einem abermaligen Ruck ganz dem Beobachter zu entschwinden. Normalerweise würde sie in der Nische geblieben sein und nach dem Ueberfliessen des Eies in den Brutraum an der Ausscheidung der Dottermembran Theil genommen haben. Denn die Richtungszelle liegt auch hier immer unter der Eischale (Fig. 22), und da sie einen Theil der Oberfläche des Eies bildet, muss sie es sein, die an dieser Stelle die Schale ausscheidet.

Auch bei Moina ist die Zellnatur des Richtungskörpers nicht in Zweifel zu ziehen. Bei Sublimatbehandlung tritt der Kern vollkommen deutlich hervor, ja lässt zum öfteren noch Theile der Kernspindel erkennen. Ob die Richtungszelle auch hier sich später theilt und dann erst zerfällt, oder ob der Zerfall direct eintritt, haben wir nicht beobachtet.

5. Die Gattung Daphnia.

Alle bisher beobachteten Eier waren solche, die nur ein Minimum von Dotter enthielten. Es fragte sich weiter, ob die dotterreichen Sommereier, wie sie die grosse Mehrzahl der Daphniden besitzt, in Bezug auf die Richtungszelle sich ebenso verhalten wie diese. Konnte dies auch nur an einer Art gezeigt werden, so durfte dasselbe für die übrigen Arten mit dotterreichen Eiern mit grosser Wahrscheinlichkeit angenommen werden; jedenfalls war damit bewiesen, dass die Menge des Dotters keinen Einfluss auf die Richtungskörperbildung ausübt. Der Nachweis gelang indessen bei mehreren Arten und Gattungen.

Bei Daphnia longispina, deren Sommereier an den orangerothen Oeltropfen im grünen Dotter leicht von anderen Arten zu unterscheiden sind, lässt sich das Richtungskörperchen ganz wohl nach der oben angegebenen Methode nachweisen. Auf Eiern, die gerade eben in den Brutraum übergetreten sind, ist es allerdings noch nicht zu sehen, weil seine Abschnürung wie bei den meisten anderen Daphniden erst im Brutraum erfolgt; wartet man aber nur

eine geringe Zeit mit der Tödtung des Thieres, so findet man das Richtungskörperchen als eine grosse, fein granulirte, blasse, aber scharf begrenzte Zelle auf der Oberfläche des Eies, eingedrückt in den Eikörper und also dicht unter der Schale. Hat man unmittelbar nach der Abschnürung der Richtungszelle getödtet, so erkennt man nach Färbung mit Methylgrün sehr gut die Kernspindel im Innern der Zelle; später wandelt sie sich in den ruhenden Kern um (Fig. 37, Rk). Wurde das Thier unmittelbar nach dem Eintritt der Eier in den Brutraum getödtet, so findet man an der Stelle, an welcher später die Richtungszelle liegt, d. h. etwa in der Mitte zwischen dem Aequator des Eies und dem einen (vermuthlich dem animalen) Pol, einen grossen hellen Fleck im Dotter dicht unter der Oberfläche des Eies: die Richtungspindel. Wir bemühten uns, den Austritt der Richtungszelle selbst am lebenden Ei zu beobachten, allein vergeblich.

Um nun festzustellen, worauf es uns besonders ankam, dass nur *ein* primäres Richtungskörperchen sich ablöst vom Ei, legten wir zahlreiche Schnitte durch Thiere mit reifenden Eiern in den Ovarien. Niemals fanden wir in solchen Eiern eine Richtungsspindel, sondern entweder noch das Keimbläschen, peripherisch gelagert und im Beginn seiner Umwandlung, oder aber überhaupt nichts Deutliches. Es verhält sich also hier wie bei Polyphemus und Bythotrephes: es bildet sich nur *eine* Richtungsspindel, und diese entsteht unmittelbar vor dem Austritt des Eies oder vielleicht sogar erst nach demselben. Da nun im Brutraum nur *eine* Richtungszelle austritt, so wird also überhaupt nur *eine* von der Eizelle abgelöst.

Dagegen aber theilt sich diese eine primäre Richtungszelle später in zwei secundäre, ganz wie bei Bythotrephes und Polyphemus, und zwar geschieht dies auch hier nicht unmittelbar nach ihrer Abschnürung von der Eizelle, sondern erst, wenn bereits acht Furchungskerne vorhanden sind.

Da die ersten Stadien der Entwicklung bei den dotterreichen Daphnideneiern noch nie beschrieben wurden, so wollen wir hier eine kurze Darstellung derselben geben.

Kurz nach dem Austritt der Richtungszelle findet man bei einem in Sublimatlösung getödteten und mit Methylgrün gefärbten Ei gerade unter derselben in der Tiefe des Dotters die erste Furchungsspindel (Fig. 37); ihre Längsaxe ist nach den Polen des Eies gerichtet, die Spindel liegt aber nicht genau in der Längsaxe des Eies, sondern parallel neben derselben, verdrängt durch den orangerothen grossen

Oeltropfen (Fig. 37, Oel). Uebrigens wechselt diese Lage in verschiedenen Eiern, und nur die Richtung der Spindel ist immer dieselbe. Die beiden ersten Furchungskerne stellen sich dann in die Längsaxe des Eies und fassen den Oeltropfen zwischen sich. Darauf bildet sich jeder derselben abermals zur Spindel um, deren Längsaxe rechtwinklig zu der des Eies steht (Fig. 39). Die Sonnen an den Polen der Spindeln lassen sich oft schon am lebenden Ei erkennen, die folgenden Stadien aber sind auch mit Sublimatbehandlung nicht mehr deutlich sichtbar zu machen. In allen diesen Stadien liegen übrigens die Kerne nicht nackt im Dotter, sondern eingehüllt von einem Protoplasmakörper, der im Ganzen eiförmig gestaltet ist, aber wie bei den ersten Furchungszellen von Leptodora zahlreiche verzweigte Ausläufer zwischen die Dotterkugeln hineinschickt. Wir haben die Embryonalentwicklung nur bis zum vierzelligen Stadium genauer verfolgt und können deshalb nicht angeben, in welchem der folgenden Stadien die Furchungszellen an die Oberfläche des Eies steigen.

Die Richtungszelle theilt sich gegen Ende des vierzelligen Stadiums, vielleicht öfters auch erst später, und zwar, nachdem vorher ihr Kern die Spindelform angenommen hat (Fig. 39, Rk). Die beiden secundären Richtungszellen bleiben dicht neben- und halb übereinander liegen (Fig. 40, Rk); in späteren Stadien waren sie nicht mehr aufzufinden.

Gerade bei Daphnia longispina glaubte Leydig [1]) schon vor langen Jahren einmal Richtungskörperchen beobachtet zu haben. Er sah unmittelbar nach dem Uebertritt der Sommereier aus dem Ovarium in den Brutraum und nach deren Zusammenziehung zur Eiform „einige blasse Kügelchen an dem einen Pol ausserhalb der Eischale" auftreten „ganz vom Character jener unter dem Namen ‚Richtungsbläschen' beschriebenen Gebilde". Dass es sich indessen dabei um etwas Anderes handelte, wahrscheinlich um ausgetretene Dotterbestandtheile, geht schon daraus hervor, dass diese Kügelchen mehrere waren, ferner, dass sie ausserhalb der Eischale lagen, weiter, dass sie am Pol des Eies auftraten, und schliesslich, das sie zu einer Zeit auftraten, wo die Richtungszelle sich noch nicht vom Ei ablöst. Wir würden diese Darlegung für überflüssig gehalten haben einer so unbestimmten und gelegentlichen Notiz gegenüber, wenn wir nicht

---

[1]) Leydig, Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen 1860.

durch den Beobachter selbst darauf hingewiesen worden wären, der derselben besonderen Werth beizulegen scheint.

6. Daphnella brachyura.

Bei den dotterreichen Sommereiern dieser Sidine geht die Umwandlung des Keimbläschens zur Richtungsspindel ganz ähnlich vor sich, wie bei Daphnia; nur die Lage der Spindel ist eine etwas andere, wenigstens beobachteten wir dieselbe genau am Pol des Eies und dort findet man später auch die Richtungszelle (Fig. 32 und 34 Taf. II). Diese letztere schnürt sich vom Ei zur selben Zeit ab, wie bei Daphnia, d. h. einige Minuten nach dem Eintritt des Eies in den Brutraum und nach der Bildung der dünnen Eischale. Sowohl die Richtungsspindel als die Richtungszelle lassen sich am lebenden Ei durchaus nicht erkennen, ganz wohl aber nach Tödtung des Eies mit Sublimatlösung und Färbung mit Methylgrün. Auch der Kern der Richtungszelle tritt dann ganz deutlich hervor. Die Zelle liegt ganz auf der Oberfläche des Eies, eingedrückt in die spärliche protoplasmatische Rindenschicht, welche sich zu dieser Zeit am Pol des Eies angesammelt hat; es bleibt kein freier Raum zwischen ihr und der Schale.

Der Furchungsprocess verläuft zuerst in der Tiefe des Dotters. Fig. 35 Tafel III zeigt die erste Furchungsspindel, welche nicht genau in der Längsaxe des Eies liegt, sondern durch den „Oeltropfen“ wie bei Daphnia etwas von ihr abgedrängt wird. Die erste Theilungsebene steht also senkrecht auf der Längsaxe. Es bilden sich so die zwei ersten Furchungskerne, die von protoplasmatischen Zellkörpern umhüllt sind. Die zweite Theilung erfolgt ebenfalls noch in der Tiefe des Dotters, dann aber kommen die Furchungszellen an die Oberfläche. Fig. 33 zeigt ein Ei mit acht amöboiden Furchungszellen, die zahlreiche kurz verästelte Ausläufer nach allen Seiten aussenden, Anastomosen bildend und die Dotterkugeln umfassend und einschliessend. Das Richtungskörperchen, Rk, liegt noch an seiner ursprünglichen Stelle, zeigt sich aber trüb und körnig, vermuthlich also schon im Beginne des Zerfalles. Eine regelrechte Theilung desselben konnten wir hier nicht feststellen.

7. Sida crystallina.

Die grossen und dotterreichen Eier von Sida setzen der Beobachtung bedeutende Hindernisse entgegen. Doch gelang es uns,

festzustellen, dass an Eiern, die sich in den ersten Stadien der Furchung befinden, eine relativ grosse Richtungszelle in der Nähe des einen, vermuthlich des animalen Poles des Eies liegt. Die Zelle ist auch hier unmittelbar an die Eischale angepresst und eingedrückt in die Rindenschicht des Eies. Fig. 36, Taf. III zeigt die Richtungszelle, Rk, eines Eies, das bereits vier Furchungskerne enthält, die indessen durch die dicke Schicht des Dotters auch mit Reagentien nur unklar, wenn auch mit Sicherheit, zu erkennen waren. Die Dotterhaut, Dh, ist längst gebildet und die Lage des Richtungskörpers entspricht genau der von Daphnia, wie denn auch der ganze Bau des Eies vollkommen mit dem von Daphnia zusammentrifft.

Die parthenogenetischen Eier der Ostracoden.

Es ist zuerst durch den Einen von uns Parthenogenese bei den Ostracoden nachgewiesen worden [1]) und zwar im Jahre 1880. Derselbe zeigte damals, dass Parthenogenese in ausgedehnter Weise bei den Süsswasser-Ostracoden vorkommt, dass es zahlreiche Arten gibt, welche sich ausschliesslich auf diesem Wege fortpflanzen, andere, bei welchen periodisch zweigeschlechtliche Fortpflanzung mit eingeschlechtlicher abwechselt und schliesslich auch ganz wenige Arten, welche sich stets nur zweigeschlechtlich fortpflanzen.

Kurze Zeit darauf wurden diese Angaben von WILHELM MÜLLER [2]) bestätigt, der ganz unabhängig ähnliche Züchtungsversuche angestellt hatte und zu den gleichen Resultaten gekommen war. Vorher war nichts von Parthenogenese bei den Ostracoden bekannt gewesen, in keinem der zoologischen Lehrbücher ist auch nur eine Andeutung davon enthalten. Der Einzige, der an die Möglichkeit derselben bei Ostracoden gedacht hatte, war GERSTÄCKER, der in seinem umfassenden und sorgfältig bearbeiteten Sammelwerk [3]) über unser heutiges Wissen von den Crustaceen, gestützt auf eine alte, längst vergessene Angabe JURINE's, die Möglichkeit, dass Parthenogenese bei

---

[1]) WEISMANN, Parthenogenese bei den Ostracoden. Zoolog. Anzeiger 1880. pag. 82.

[2]) W. MÜLLER, Beitrag zur Kenntniss der Fortpflanzung und der Geschlechtsverhältnisse der Ostracoden etc. Zeitschr. f. d. ges. Naturwissenschaft. Bd. 53. 1880.

[3]) JURINE, Histoire des Monocles. Genève 1820.

den Ostracoden vorkommen könne, wenn auch nur gelegentlich, erwogen hatte. Die betreffende Stelle bei Jurine lautet folgendermassen: „Nachdem ich die Eierpackete unmittelbar nach ihrem Austritt aus dem weiblichen Körper gesammelt und isolirt“ (das heisst also wohl: vor der Befruchtung durch Männchen geschützt) „aufbewahrt hatte, sah ich die Jungen aus den Eiern hervorgehen; von diesen gleichfalls abgesonderten Jungen erhielt ich ohne Intervention männlicher Individuen eine zweite Nachkommenschaft.“ Das ist Alles, was bei Jurine darüber vorkommt. Mit Recht findet Gerstäcker in dieser Angabe eine Aufforderung, die Fortpflanzung der Ostracoden auf Vorhandensein von Parthenogenese zu prüfen, mit Recht aber auch betont er, „dass diese Angabe in ihrer Kürze natürlich die parthenogenetische Fortpflanzung der Cypriden nicht zur Evidenz nachweise und ausser Zweifel stelle“. Dies geht schon daraus hervor, dass die Angabe nicht klar erkennen lässt, ob die Jungen einzeln aufbewahrt wurden, oder nur gegen andere Individuen abgesondert, wie ja auch schon vorher das Wort „isolirt“ offenbar in dem letzteren Sinne gemeint ist. Jurine vermochte noch nicht, männliche und weibliche Individuen bei den Cypriden zu unterscheiden; er sagt dies ausdrücklich und beschreibt ziemlich deutlich die sogenannte „Schleimdrüse“ der Männchen als einen Theil des weiblichen Thieres. Ebenso wenig kannte er das Receptaculum seminis der Weibchen, noch wusste er, dass ein isolirtes Weibchen sehr wohl befruchtete Eier ablegen kann, wenn sein Receptaculum mit Samen gefüllt ist. In seinem Versuch hätte also sehr wohl die erste Generation aus befruchteten Eiern hervorgegangen sein können, die zweite aber aus Männchen und Weibchen bestanden haben, von denen die Männchen nur nicht als solche erkannt worden wären. Nach unserer heutigen Kenntniss von der Fortpflanzung der Ostracoden werden wir es allerdings für wahrscheinlicher halten, dass dem nicht so war, dass vielmehr Jurine wirklich Parthenogenese vor sich hatte, und zwar schon aus dem Grunde, weil Jurine nicht angibt, mit welcher Art er experimentirte, weil aber die parthenogenetischen Arten ungleich zahlreicher sind als diejenigen mit sexueller Fortpflanzung. Einen Beweis aber für das Vorkommen von Parthenogenese bei den Ostracoden hat Jurine nicht erbracht, und es ist deshalb nicht gerechtfertigt, wenn W. Müller sich das Verdienst der Mitentdeckung der Parthenogenese bei den Ostracoden abspricht, indem er dieselbe Jurine zuschreibt.

Als später, 24 Jahre nach JURINE, ZENKER[1]) die Geschlechtsorgane der Ostracoden genau kennen lernte, und bei den Weibchen überall ein Receptaculum seminis, und in vielen Fällen darin auch den Samen der Männchen auffand, da war seine Folgerung nur sehr natürlich, bei diesen Thieren eine ausschliesslich sexuelle Fortpflanzung anzunehmen und geradezu den Satz aufzustellen, dass „ein Cyprisweibchen ohne vorherige männliche Begattung niemals reife Eier ablege". Wohl war es diesem ausgezeichneten Beobachter aufgefallen, dass bei vielen Arten die Männchen sich nicht auffinden lassen wollten, so z. B. bei der grössten einheimischen Art, Cypris pubera, allein er half sich mit der Annahme, „dass die Männchen verhältnissmässig sehr selten seien und zur Befruchtung einer grossen Zahl von Weibchen ausreichten". Die Anschauungen ZENKER's blieben dann massgebend für die ganze folgende Zeit.

In Wahrheit verhält sich nun die Sache so, dass bei zahlreichen Arten überhaupt keine Männchen mehr vorkommen, wenigstens nicht auf dem bisher untersuchten Wohngebiet, dass die Weibchen dieser Arten ihr Receptaculum seminis zwar noch unverändert und in voller Ausbildung besitzen, dass es aber zeitlebens leer bleibt, und die Fortpflanzung auf rein parthenogenetischem Wege vor sich geht.

Von diesen rein parthenogenetischen Kolonien haben wir nun mehrere auf die Reifeerscheinungen des Eies geprüft und sind bei allen zu demselben Resultat gelangt. Kurz gefasst lautet es: es wird auch hier eine einzige Richtungszelle abgelöst, dann aber beginnt die Furchung.

Um Wiederholungen zu vermeiden, schildern wir die Vorgänge nur von einer der untersuchten Arten, von der etwa 3—4 mm langen Cypris reptans.

Diese Art klebt die Eier an Pflanzen oder Steinen fest, und im ersteren Fall ist es möglich, dieselben mit den betreffenden Pflanzentheilen zu härten und in Schnitte zu zerlegen. Die Eier wurden in heissem Alkohol getödtet, dann gehärtet, der Kalk der Eischale mit Säure ausgezogen, und schliesslich die erhaltenen Schnitte gefärbt, meist mit Pikrokarmin und Hämatoxylin.

Es ist unerlässlich, die bereits abgelegten Eier zu untersuchen, nicht bloss die in dem Eileiter enthaltenen, weil die Ausstossung

---

[1]) ZENKER, Ueber die Geschlechtsverhältnisse der Gattung Cypris. Arch. f. Anat. u. Phys. 1850. pag. 193, und: Monographie der Ostracoden. Arch. f. Naturg. Bd. 20. pag. 1. 1850.

des Richtungskörpers niemals schon im mütterlichen Thier erfolgt. Im Eileiter beginnt zwar das Keimbläschen schon seine Umwandlung, aber es vollendet sie nicht. Fig. 51—53 zeigen die Veränderungen vor der Ablage des Eies. In dem Schnitt Fig. 51 ist das Keimbläschen noch unverändert, in Fig. 52 ist seine Membran geschwunden, es liegt aber noch central und macht oft den Eindruck einer amöboiden Zelle, indem kurze, zackige Fortsätze es höckerig erscheinen lassen. Bei etwas älteren Eiern (Fig. 53) findet man es dann nahe der Oberfläche des Eies und von unregelmässiger Gestalt, die wohl auch auf activen Formenwechsel hindeutet. Niemals fanden wir ein Eileiterei weiter vorgeschritten; in diesem Stadium also werden sie abgelegt.

Fig. 54—59 geben dann die weitere Entwicklung. In dem Ei von Fig. 55 erkennt man an Stelle des Keimbläschenrestes eine wohlausgebildete Richtungsspindel, Rsp, in der die Chromatinstäbchen bereits an die Pole gerückt sind. In Fig. 56 hat sich eine Richtungszelle, Rk, abgeschnürt, und liegt, wie bei den meisten Daphniden und Räderthieren der Eischale dicht an, eingesenkt in den Eikörper. Im Mittelpunkt des Eies sieht man einen zweiten, grossen kugligen Kern, den Furchungskern, der auch hier als sicheres Zeichen gelten darf, dass eine zweite Richtungsspindel und ein zweites primäres Richtungskörperchen nicht gebildet wird. Die Furchung beginnt nun, der Furchungskern wandelt sich zur ersten Spindel um (Fig, 47, Fk) und es erfolgt die Theilung des gesammten, dotterreichen Eies in die zwei ersten Furchungszellen (Fig. 58). Die Richtungszelle liegt noch ungetheilt am einen Pol in der Theilungsebene. Im Stadium von 16 Zellen (Fig. 59) fanden wir die Richtungszelle in zwei secundäre Richtungskörper, Rk, getheilt: weiter haben wir die Entwicklung für jetzt nicht verfolgt.

Die parthenogenetischen Eier der Räderthiere.

Leydig [1]) glaubte seiner Zeit bei den Eiern von Räderthieren den directen Uebergang des Keimbläschens in die beiden Kerne der ersten Furchungskugeln gesehen zu haben, aber Huxley [2]) hatte schon 1852 das Verschwinden des Keimbläschens beobachtet und

[1]) Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 3. 1851.
[2]) Transact. mikrosk. Soc. N. S. I. 1853.

Flemming [1]) stellte die Richtigkeit dieser Beobachtung allen Zweifeln gegenüber fest. Somit wusste man so viel, dass das Keimbläschen hier, wie bei so vielen anderen Eiern eine Umwandlung erleidet, ob aber dieselbe analog der sonst allgemeinen erfolgt oder anders, das konnten auch die darauf folgenden Untersuchungen Bütschli's [2]) noch nicht entscheiden, der zwar nach dem Verschwinden des Keimbläschens das Auftreten eines neuen „excentrisch gelegenen Kerns" beobachtete, aber weder den genetischen Zusammenhang dieses Furchungskerns mit dem Keimbläschen, noch die Bildung eines Richtungskörpers feststellen konnte.

Es war der neuesten Zeit vorbehalten, die Richtungskörper der Räderthiere zu entdecken, und zwar wurden kurze Zeit nacheinander mehrere dahin zielende Beobachtungen bekannt. So beschrieb 1883 ein französischer Beobachter, Billet [3]), ein Richtungskörperchen am Ei von Philodina roseola, dann — ohne von dieser Beobachtung zu wissen — beobachtete Tessin [4]) eine Kernspindel nahe der Oberfläche eines reifen Eies von Eosphora digitata, die er als Richtungsspindel mit Recht ansprach; es gelang ihm indessen nicht, auch den Richtungskörper selbst zu sehen. Schliesslich fand Plate [5]), dass das Ei eines neuen parasitischen Räderthiers, Paraseison asplanchnus, aus dem Golf von Neapel nach seiner Ablage 1—2 Richtungskörper enthält. „Meist war nur ein Richtungskörper mit deutlichem Kern vorhanden; war ein zweiter gebildet worden, so zeigte er stets geringere Grösse."

Aus diesen Beobachtungen geht so viel mit Sicherheit hervor, dass auch bei Eiern von Räderthieren Richtungskörper gebildet werden. Dagegen blieb es ungewiss, ob die Ausstossung von Richtungskörpern etwa nur bei befruchtungsbedürftigen Eiern stattfindet, oder auch bei parthenogenetischen, und natürlich noch ungewisser, ob etwa ein Unterschied in der Zahl der ausgestossenen primären Richtungskörper bei parthenogenetischen und bei befruchtungsbedürftigen Eiern vorkommt. Die Parthenogenese stand eben selbst

---

1) Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Wien. Sitzungsberichte. Bd. 71.

2) Studien über die ersten Entwicklungsvorgäge der Eizelle, die Zelltheilung und Conjugation der Infusorien. Senckenberg. naturf. Gesellschaft. Abhandl. Bd. 10. 1876. pag. 35.

3) Bull. Sc. Dép. Nord, 6. Année. 1883. pag. 1—10 u. 69—84.

4) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44. pag. 273. 1886.

5) Mittheil. d. zoolog. Station Neapel. Bd. 7. pag. 234. 1887.

noch nicht fest, wenn sie auch recht wahrscheinlich war. Das Fehlen der Männchen während der Sommerzeit deutete auf parthenogenetische Entwicklung der Sommereier hin, allein Sicherheit gab es nicht, da die zwerghaften Männchen möglicherweise übersehen sein konnten. Gibt doch noch 1883 Joliet [1]) bestimmt an, dass die von ihm entdeckten Männchen von Melicerta ringens keineswegs so selten seien, als man bisher für die Räderthiermännchen im Allgemeinen angenommen hatte. Er bestreitet die alte Angabe Cohn's [2]), dass die Sommereier sich parthenogenetisch entwickeln, und dass nur die Wintereier befruchtet werden. „Zwischen der Entwicklung der unbefruchteten und der befruchteten Eier existirt höchstens der Unterschied, dass bei den letzteren vielleicht Richtungskörper ausgestossen werden.“ „Alle drei Arten von Weibchen“ — nämlich diejenigen, welche männliche Sommereier, weibliche Sommereier, oder welche Wintereier hervorbringen — „sind fähig, befruchtet zu werden, allein bei allen drei Arten gibt es eine grosse Anzahl von Individuen, die nicht befruchtet werden, die aber doch entwicklungsfähige Eier legen.“

Nach Joliet's Ansicht würde man also keinem Räderthierei ansehen können, ob es sich parthenogenetisch entwickelt oder geschlechtlich, weil alle Eiarten befruchtet werden, alle sich auch parthenogenetisch entwickeln können.

Die umgekehrte Ansicht hat Plate [3]) in seiner ersten Arbeit über Räderthiere vertreten. Auch er stimmte nicht der bis dahin noch allgemein verbreiteten, auf Cohn's Beobachtungen sich stützenden Anschauung bei, nach welcher es sich bei den Rotatorien ebenso verhalten würde, wie bei Daphniden und Aphiden, d. h. nach welcher die Sommereier sich parthenogenetisch, die Wintereier nur nach Befruchtung entwickeln würden. Plate bestreitet, dass überhaupt irgend welche Eier der Rotatorien heute noch befruchtet würden, deutet die in ihrem Körperbau bekanntlich stark reducirten Männchen als in phyletischem Verschwinden begriffen, und meint, dass der Samen, der nach seiner Beobachtung in die Leibeshöhle der Weibchen ergossen werde, dennoch nicht zur Befruchtung der

---

[1]) Joliet, Monographie des Mélicertes. Arch. Zool. expér. et génér. 2. T. I. pag. 131. 1883.

[2]) Cohn, Die Fortpflanzung der Räderthiere. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 7. 1856. pag. 431.

[3]) Plate, Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. Jen. Zeitschrift. Bd. 12. 1885.

Eier verwendet werde. Er nimmt also parthenogenetische Entwicklung für alle Eier der Räderthiere an. Damit stimmt es aber nicht wohl, wenn er neuerdings bei Paraseison, einem auf Nebalia schmarotzenden Räderthier, Männchen nachweist, die mit Mund und Darm versehen, also nicht „rudimentär“ sind, ja deren Anzahl nicht allzuweit hinter der der Weibchen zurückbleibt, indem auf je sechs Weibchen ein Männchen kommt. Die Männchen scheinen sogar eigenthümliche Spermatophoren hervorzubringen. Dem gegenüber kann es nicht hoch angeschlagen werden, wenn es nicht gelingen wollte, Samen oder Spermatophoren im Inneren der Weibchen nachzuweisen, wie denn auch in Bezug auf jene Fälle, in welchen bei gewissen Arten Samenfäden in der Leibeshöhle der Weibchen beobachtet wurden, doch selbst einem so scharfsichtigen Beobachter wie PLATE nicht ohne Weiteres zugegeben werden kann, dass diese Spermatozoen gänzlich ausser Stand gewesen wären, zu den im Ovarium reifenden Eiern hinzugelangen. Durchbohren doch Samenfäden gelegentlich viel dickere und resistentere Hüllen als die zarte Haut, welche die Wand des Räderthierovariums bildet.

Man sieht: unsere Kenntnisse über die Fortpflanzungsverhältnisse der Räderthiere sind noch weit von einer vollständigen Klärung entfernt. Wollte man also den in vorliegender Abhandlung zu beweisenden Satz, dass parthenogenetische Eier ebenfalls Richtungskörper abschnüren auch durch Beobachtungen an Räderthieren erhärten, so musste man zunächst zeigen, dass bei ihnen überhaupt Parthenogenese vorkommt, und dann feststellen, wie diejenigen Eier sich in Bezug auf Richtungskörperbildung verhalten, deren parthenogenetische Entwicklung nachgewiesen war.

Dies ist uns nun auf folgendem Wege gelungen.

Von Callidina bidens, einem Räderthier aus der Familie der Philodineen, wurde ein Weibchen auf dem Objectträger isolirt, welches zwei Embryonen im Uterus trug; so z. B. am 9. November 1886. Am 10. November wurde ein Junges geboren, welches in seinem Uterus bereits ein in Segmentirung begriffenes Ei enthielt. Am 12. November war dieses Ei zum Embryo entwickelt und im Uterus befand sich zugleich noch ein zweites Ei in Furchung. Auch das zweite Ei der Mutter hatte sich am 10. November zu einem Embryo entwickelt, der bei seiner Geburt bereits ein in Furchung befindliches Ei enthielt.

Ausser dieser wurden noch drei andere ähnliche Beobachtungen mit demselben Resultat angestelllt. Wenn noch hinzugefügt wird,

dass von Samenelementen in der Leibeshöhle der Mutterthiere nichts zu sehen war, so dürfte wohl der Beweis damit erbracht sein, dass diese Sommereier sich parthenogenetisch entwickelten. Auch der allgemeinere Satz dürfte gestattet sein, dass Sommereier von Räderthieren sich auf parthenogenetischem Wege zu weiblichen Individuen entwickeln können. Ob aber alle Sommereier sich unbefruchtet entwickeln, das muss einstweilen noch dahingestellt bleiben.

Gerade deshalb ist es besonders angenehm, dass uns der Nachweis von der Bildung von Richtungskörpern auch gerade bei der Art gelang, bei der die parthenogenetische Entwicklung der Sommereier festgestellt worden war.

Fig. 49 auf Tafel IV gibt die Abbildung eines noch im Uterus enthaltenen Sommereies einer Callidina bidens, nach dem Leben gezeichnet. Auf der Oberfläche des Eies liegt eine Richtungszelle, Rk, in der Tiefe, scheinbar nur dicht daneben, der Furchungskern, Fk. Fig. 50 stellt dasselbe Ei dar, nachdem es durch Druck des Deckgläschens etwas abgeplattet worden war, ebenfalls nach dem lebenden Thier gezeichnet. Man erkennt jetzt deutlich, dass die Richtungszelle, ganz wie beim Daphnidenei, dicht unter der Dotterhaut liegt, eingesenkt in den Eikörper, und bemerkt in dem Furchungskern zwei parallele Reihen von zusammen neun Chromatinballen, welche andeuten, dass der Kern sich in Karyokinese befand. Die Spindel liess sich indessen nicht erkennen, und der Versuch, das Ei nach Tödtung des Thieres zu färben, verunglückte.

Fig. 41—48 zeigen dann die Reifungs- und ersten Entwicklungserscheinungen auf Schnitten und zwar vom Sommerei von Conochilus volvox. Fig. 41 zeigt das reife Ei mit den ihm aufsitzenden Nährzellen, Nz; das Keimbläschen ist im Beginn der Karyokinese und zwar im Knäuelstadium. Fig. 42 zeigt dann das zur Richtungsspindel umgewandelte Keimbläschen mit der bereits gegen die Pole hin auseinandergerückten Aequatorialplatte. In Fig. 43 hat sich die Richtungszelle bereits abgeschnürt, und der einzige im Ei befindliche Kern liegt central, ein Beweis, dass er als Furchungskern anzusehen ist und dass eine zweite Richtungsspindel sich nicht bildet. In Fig. 44 hat der Furchungskern Bläschenform angenommen und man sieht nur feinste Körnchen in seinem Innern. In Fig. 45 ist der Kern bedeutend gewachsen und in seinem Innern liegt eine wenig verschlungene Schleife des Kernfadens mit einer Reihe von Chromatinballen. Das Richtungskörperchen ist schon im Schwinden begriffen, Rk. Fig. 46 zeigt dann das Ei während der ersten Kern-

theilung; der eine Kern, Fk', befindet sich wieder im Knäuelstadium, der andere, Fk'', noch nicht. Vom Richtungskörper ist jetzt schon nichts mehr vorhanden, im Gegensatz zu der Beobachtung PLATE's, der bei Paraseison den oder die Richtungskörper noch zu einer Zeit vorfand, als der Embryo schon gebildet war. Dieser Unterschied wird wohl nicht auf einem Uebersehen desselben unsererseits beruhen, sondern vielleicht auf der Verschiedenheit der Eiform. Bei Paraseion ist das Ei länglich und der Richtungskörper liegt in dem verjüngten Ende desselben, der vom Embryo selbst nicht erfüllt ist; bei Conochilus hingegen füllt der Embryo die Schale aus und es bleibt kein freier Raum, in dem der Richtungskörper längere Zeit unbehelligt ausharren könnte.

Nach diesen Beobachtungen wird also der Satz als gesichert anzusehen sein, dass bei den parthenogenetischen Eiern der Räderthiere ein einziges primäres Richtungskörperchen gebildet wird.

Zusammenfassung der Beobachtungen an parthenogenetischen Eiern.

Bevor wir eine Uebersicht der hier mitgetheilten Beobachtungen geben, muss noch angeführt werden, dass inzwischen auch bei Insekten ein Fall bekannt geworden ist, in welchem von dem parthenogenetischen Ei ein Richtungskörper gebildet wird, ein Fall, der um so werthvoller ist, als zugleich von derselben Thiergruppe zwei primäre Richtungskörper für die befruchtungsbedürftigen Eier nachgewiesen werden konnten. Wir sprechen von den vor Kurzem veröffentlichten Beobachtungen BLOCHMANN's [1]) an den Winter- und Sommereiern von Blattläusen.

Allerdings muss gesagt werden, dass, wenn keine andere Beobachtungen über die Einzahl des Richtungskörpers bei parthenogenetischen Eiern vorlägen, als diese Beobachtungen an den Sommereiern von Aphiden, der Beweis für diese Einzahl kaum als mit Sicherheit erbracht angesehen werden könnte, so wenig etwa, als wenn wir nur die Eier von Sida crystallina untersucht hätten. Bei Sida konnte nur festgestellt werden, dass ein einziger Richtungskörper in den frühesten Stadien der Furchung vorhanden ist. Dies

---

[1]) Ueber die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrb. Bd. 12. pag. 544. 1887.

würde die Möglichkeit, dass später noch ein zweiter solcher Körper gebildet werden könnte, allerdings ausschliessen, nicht aber die, dass nicht vorher schon ein erster Richtungskörper gebildet worden war und dann verloren ging, wie dies ja z. B. von Grobben für die befruchtungsbedürftigen Eier von Cetochilus septentrionalis angegeben wird. Da indessen die Richtungszelle bei Sida ganz mit der der übrigen Daphniden übereinstimmt in Grösse, Gestalt, Lage und Zeit des Auftretens, und da bei allen übrigen festgestellt werden konnte, dass dieser eine Richtungskörper der einzige ist, und dass selbst dann, wenn derselbe sich schon im Ovarium bildet, wie bei Moina, er dennoch niemals verloren geht, so ist ein Zweifel daran, dass auch bei Sida nur der eine beobachtete primäre Richtungskörper gebildet wird, nicht mehr zulässig.

Bei den beiden von Blochmann untersuchten Aphiden könnte man ebenfalls Bedenken erheben, da darin, dass ein zweiter Richtungskörper nicht gefunden wird, noch kein Beweis liegt, dass er nicht dennoch vorhanden war. Die auf Schnitte angewiesene Untersuchung schloss eine continuirliche Beobachtung desselben Eies aus, ja da die ganzen Thiere geschnitten werden mussten, so war es nicht einmal möglich, das Stadium, in welchem ein Ei sich befand, im Voraus zu kennen. Man könnte also einwerfen, dass sich einem Ei, welches einen Richtungskörper aufweist, nicht ansehen lasse, ob nicht vorher schon ein anderer dagewesen und wieder zu Grunde gegangen sei, ganz abgesehen davon, dass Ungleichheiten der Schnitte einen so kleinen Körper sehr wohl auch verdecken oder entfernen können. Haben doch ausgezeichnete Beobachter, wie Bütschli, der freilich vor längerer Zeit und mit den damals noch unvollkommenen Methoden darüber arbeitete, und auch neuere Beobachter, wie Will und Witlaczil, auch das eine Richtungskörperchen Blochmann's nicht entdecken können.

Dem ist indessen entgegenzuhalten, dass ein Entweichen eines Körpers hier nicht möglich ist, und dass eine so frühe Auflösung eines ersten Richtungskörpers noch nirgends beobachtet wurde. Dennoch würde man allein auf diese Beobachtung hin wohl mit Recht Bedenken tragen, das Vorkommen von nur einem Richtungskörper beim parthenogenetischen Ei der Aphiden für unzweifelhaft sicher zu halten, und Blochmann hat sich deshalb auch ganz richtig darauf beschränkt, hervorzuheben, dass er „stets nur einen Richtungskörper gefunden habe im Gegensatz zu den befruchteten Eiern der drei anderen Insektenarten, wo sich mit derselben Constanz zwei resp.

drei Richtungskörper" finden. Da wir indessen durch die vorher angeführten Beobachtungen an Daphniden, Ostracoden und Räderthieren wissen, dass alle parthenogenetischen Eier, die bis jetzt darauf geprüft wurden, nur ein Richtungskörperchen ausstossen, so wird angenommen werden dürfen, dass auch bei den Aphiden das Fehlen eines zweiten Richtungskörpers nicht auf einem Beobachtungsfehler oder auf der Ungunst des Untersuchungsobjectes beruht, sondern darauf, dass ein zweiter Körper auch hier nicht gebildet wird.

Wenn wir nun alle Beobachtungen über die Bildung von Richtungskörpern bei parthenogenetischen Eiern zusammenstellen, welche bis jetzt vorliegen, so erhalten wir folgende kleine Liste.

Nur ein primärer Richtungskörper wurde festgestellt für die parthenogenetischen Eier von:

1. Polyphemus Oculus durch Weismann (1883).
2. Leptodora hyalina durch Weismann und Ischikawa (1886).
3. Bythotrephes longimanus durch dieselben.
4. Moina rectirostris " "
5. " paradoxa " "
6. Daphnia longispina " "
7. Daphnella brachyura " "
8. Sida crystallina " "
9. Cypris reptans " "
10. " fuscata " "
11. Callidina bidens " "
12. Conochilus Volvox " "
13. Einer nicht bestimmten Aphide durch Blochmann (1887).
14. Forda formicaria (Aphide) " "

II.

Die Richtungskörperbildung bei befruchtungsbedürftigen Eiern nach den in der Literatur enthaltenen Beobachtungen.

Eine Durchstöberung der Literatur nach sicheren Angaben über die Zahl der primären Richtungskörper bei befruchtungsbedürftigen Eiern hat das Material zu der folgenden Zusammenstellung geliefert. Sie soll keineswegs etwa alle Angaben über Richtungskörperchen enthalten, welche seit deren Entdeckung gemacht worden sind, son-

dern nur diejenigen, welche für die Frage nach der Zahl der primären Richtungskörper von Belang sind. Es kann sein, dass einige solche Angaben übersehen worden sind, da sie zuweilen in weniger zugänglichen Zeitschriften versteckt sind, oder auch so gelegentlich und kurz gemacht, dass sie in dem betreffenden Aufsatz schwer aufgefunden werden können. Immerhin werden die meisten brauchbaren Beobachtungen hier zusammengetragen sein.

Alle bisher gemachten Angaben über Richtungskörper beziehen sich auf befruchtungsbedürftige Eier, wenn dies auch nicht immer ausdrücklich gesagt wird.

Unter den sechs Thierkreisen, in welchen heute die Metazoen meist untergebracht werden, ist keiner, bei dem nicht wenigstens an einigen Arten die Abschnürung zweier primärer Richtungskörper festgestellt worden wäre. Bei Wirbelthieren und Arthropoden sind diese Fälle am spärlichsten, bei Würmern, Mollusken und Echinodermen am zahlreichsten, wie denn bei den grossen und meist dotterreichen Eiern der beiden ersten Kreise auch die Schwierigkeiten der Untersuchung am grössten, bei den drei anderen Kreisen dieselben geringer sind. Das folgende Verzeichniss enthält nur die Namen von solchen Arten, bei deren Eiern entweder der Beobachter selbst die successive Abschnürung zweier Richtungskörper vom Ei angibt, oder bei welchen sich doch unzweifelhaft aus den Abbildungen oder der Beschreibung des Vorgangs dieser Thatbestand ergibt.

Verzeichniss der Arten, bei welchen zwei primäre Richtungskörper festgestellt sind.

Solche wurden beobachtet bei:

I. Coelenteraten.

1. Hydromedusen.

Bei Aeginopsis durch O. Hertwig [1]).
„ Nausithoe „ „ „
„ Pelagia „ „ „
„ Lucernaria durch Kowalewsky [2]).

[1]) Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Theil III. Morphol. Jahrbuch 1877.

[2]) Zoolog. Anzeiger 1884. pag. 712.

2. Siphonophoren.
Bei Hippopodius durch P. E. MÜLLER[1]).

3. Ctenophoren.
Bei Gegenbauria cordata durch O. HERTWIG[2]).

II. Würmer.

1. Platyelminthen.
Bei Leptoplana durch SELENKA[3]).
„ Euryleptus „ „
„ Thysanozoon „ „
„ Stylochopsis durch GÖTTE[4]).
„ Malacobdella und anderen Nemertinen durch HOFMANN[5]).

2. Nemathelminthes.
Bei Ascaris megalocephala durch NUSSBAUM[6]), E. VAN BENEDEN[7]) und CARNOY[8]).
„ Ascaris lumbricoides durch CARNOY[8]).
„ Coronilla robusta „ „
„ Ophiostomum nuccromatum durch CARNOY[8]).
„ Filaroides mustellarum „ „ [9]).
„ Spiroptera strumosa „ „
„ Sagitta durch HERTWIG[10]) und FOL[11]).

---

[1]) Der Beobachter hielt zwar die drei gesehenen Körperchen innerhalb der Eischale für Spermatozoen, die in eigenthümlicher Weise verändert seien, es kann aber kein Zweifel sein, dass sie Richtungskörper waren, und bei der bekannten Genauigkeit MÜLLER's in seinen Beobachtungen darf aus der Dreizahl dieser Körper mit Sicherheit darauf geschlossen werden, dass zwei primäre Richtungskörper gebildet werden. Vergl. P. E. MÜLLER, Nogle Siphonophoren. pag. 80. Kopenhagen 1871.

[2]) A. a. O.

[3]) Zoologische Studien. II. „Zur Entwicklungsgeschichte der Seeplanarien." Leipzig 1881.

[4]) Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. 1.

[5]) Zur Anatomie und Ontogenie von Malacobdella. Amsterdam 1877.

[6]) Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 23. 1884. pag. 155.

[7]) Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand u. Leipzig 1883.

[8]) La cytodiérèse de l'oeuf, la vésicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris megalocephala. Louvain, Gand, Lierre 1886.

[9]) La segmentation chez les Nématoides, in „La Cellule". T. III. Louvain 1886.

[10]) A. a. O. pag. 277.

[11]) Recherches sur la Fécondation et le Commencement de l'Hénogénie. Genève-Bâle-Lyon 1879.

3. Gephyreen.
Bei Thalassema durch Conn [1]).

4. Annulaten.
Bei Eupomatus uncinatus durch Hatschek [2]).
„ Hermella alveolata durch Horst [3]).
„ Chaetopterus pergamentaceus durch Wilson [4]).
„ Potamoceros (Serpula) durch von Drasche [5]).
„ Nephelis durch Bütschli [6]) und O. Hertwig [7]).
„ Haemopis durch O. Hertwig [8]).
„ Myzostoma durch Beard [9]).
„ Clepsine durch Hofmann [10]) und Whitman [11]).
„ Dinophilus durch Korschelt [12]).

III. Echinodermen.

Bei Echinus lividus durch Hertwig [13]) und Fol [14]).
„ „ brevispinosus durch Hertwig [13]) und Fol [14]).
„ Toxopneustes variegatus durch Selenka [15]).
„ Asteracanthion durch Hertwig [13]).
„ Asterias glacialis durch Fol [14]).

IV. Mollusca.

1. Lamellibranchiata, Muscheln.
Bei Ostrea durch Brooks [16]).

---

[1]) Life-History of Thalassema. Stud. Biol. Lab. John Hopkins Univ. Bd. 3. 1884. p. 31.

[2]) Arbeiten aus d. Wien. Zool. Institut. Bd. 6. 1885.

[3]) Bull. scientifique du Dép. du Nord 1881.

[4]) Stud. Biol. Lab. John Hopk. Un. Baltimore.

[5]) Beiträge zur Entwicklung der Blychaeten. Wien 1884.

[6]) A. a. O.

[7]) A. a. O. Theil II. 1877.

[8]) Mittheil. d. zool. Station Neapel. Bd. 5. pag. 552.

[9]) On the Life-History and Development of Myzostoma. Leipzig 1884, und in Mittheil. zool. Stat. Neapel. Bd. 5.

[10]) Zur Entwicklungsgeschichte der Clepsinen. Niederl. Archiv 1877.

[11]) The Embryology of Clepsine in „Quart. Journ. mikrosk. Science". Bd. 18. 1878.

[12]) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 37. pag. 339. 1882.

[13]) A. a. O. Theil I.

[14]) A. a. O.

[15]) Zool. Studien. I. Leipzig 1878.

[16]) Developm. of the Oyster 1880.

Bei Tellina durch O. HERTWIG [1]).
„ Unio pictorum durch RABL [2]).

2. Schnecken.
Bei Amphorina coerulea durch TRINCHESE [3]).
„ „ Siottii „ „
„ Neritina fluviatilis durch BLOCHMANM [4]).
„ Helix pomatia und nemoralis durch JHERING [5]).
„ „ aspersa durch PEREZ [6]).
„ Aplysia durch MANFREDI [7]).
„ Chromodoris durch FILIPPO RHO [8]).
„ Limax durch MARK [9]).
„ Arion durch PLATNER [10]).
„ Limnaeus durch RABL [11]), BÜTSCHLI [12]) und WOLFSOHN [13]).
„ Pterotrachea durch FOL [14]) und HERTWIG [15]).
„ Phyllirhoe durch HERTWIG [15]).
„ Berghia coerulescens durch TRINCHESE [16]).
„ Succinea Pfeifferi durch BÜTSCHLI [17]).

3. Pteropoden.
Bei Cymbalia Peronii durch HERTWIG [18]).
„ Cavolinia tridentata „ „

4. Cephalopoden.
Bei Loligo durch USSOW [19]).
„ Argonauta durch USSOW [19]).

---

[1]) A. a. O.
[2]) Jenaische Zeitschr. Bd. 10. pag. 317. 1876.
[3]) I primi momenti dell' evoluzione nei Molluschi. Roma 1880.
[4]) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 36. pag. 125. 1881.
[5]) Jenaische Zeitschr. Bd. 9.
[6]) Recherches sur les phénomènes qui précèdent la segmentation de l'oeuf. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 1879. pag. 329.
[7]) Le prime fasi dello sviluppo dell' Aplysia. Napoli 1883.
[8]) Sullo sviluppo della Chromodoris elegans. Napoli 1884.
[9]) Bull. Mus. Comp. Zool. of Harvard College. Vol. VI. pag. 173. 1881.
[10]) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 27. pag. 65. 1886.
[11]) Jenaische Zeitschr. Bd. 9. 1875.
[12]) A. a. O. 1876.
[13]) Mém. Ac. Imp. Scienc. Petersbourg. Bd. 10. 1881.
[14]) Archiv. Zool. expér. et générale. Vol. V.
[15]) A. a. O.
[16]) Rendiconto dell' Academia d. Sc. di Bologna 1878—79.
[17]) A. a. O.
[18]) A. a. O.
[19]) Russisch geschriebene Monographie über Entwicklung von Cephalo-

5. Tunicaten.
Bei Salpa durch Salensky[1]) und Todaro[2]).

V. Arthropoden.

1. Kruster.
Bei Cetochilus septentrionalis durch Grobben[3]).
2. Insecten.
Bei Musca vomitoria durch Blochmann[4]).
„ Blatta germanica „ „
„ Aphis aceris „ „

VI. Wirbelthiere.

1. Fische.
Bei Petromyzon durch Scott[5]) und durch Kupffer und Beneke[6]).
2. Amphibien.
Bei Rana fusca durch O. Schulze[7]).
„ Siredon pisciformis durch O. Schulze[7]).
3. Säuger.
Bei Fledermäusen durch E. van Beneden und Julin[8]).
Beim Kaninchen durch E. van Beneden[9]) und Rein[10]).
„ Meerschweinchen durch Rein[11]) und Belloncі[12]).
Bei Talpa europaea durch Belloncі[12]).

Die vorstehende Liste von Fällen, in welchen zwei primäre Richtungskörper abgeschnürt werden, wäre nicht unerheblich grösser ausgefallen, wenn auch solche Fälle hätten aufgenommen werden dürfen, bei welchen die Beobachter zwei Richtungskörper angeben,

---

poden. Moskau. 1879. Den Text verstehen wir leider nicht; die Abbildungen zeigen drei Richtungskörper, welche also auf zwei primäre schliessen lassen.

1) Zool. Anzeiger. 4. Jahrg. 1881. pag. 597.
2) Archiv Italian. Biolog. T. II. 1882.
3) Arbeit. Wien. Zool. Institut. Bd. 3. 1881.
4) Morphol. Jahrbuch. Bd. 12. 1887.
5) Morphol. Jahrbuch. Bd. 7. 1881.
6) Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen. Königsberg 1878.
7) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 45. 1887.
8) Archives de Biologie. T. I. pag. 551. 1880.
9) Ebendaselbst T. IV.
10) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22.
11) Archiv f. mikr. Anat. Bd. 22.
12) Mem. Accad. Bologna. T. VI. pag. 363 und Atti Accad. Lincei Rend. Vol. I. 285.

ohne aber bestimmt ihre successive Abschnürung vom Kern des Eies zu erwähnen. So fand E. Ziegler[1]) zwei Richtungskörper im Ei von Cyclas cornea, und da das betreffende Ei sich im ersten Stadium der Furchung (zwei Furchungszellen) befand, und nach unseren Erfahrungen an parthenogenetischen Eiern ein einziger Richtungskörper niemals sogleich wieder in zwei secundäre zerfällt, muss es sehr wahrscheinlich erscheinen, dass die zwei beobachteten Körper primäre Richtungszellen waren. Aehnliche Beobachtungen gibt es noch mehrere; Sedgwick[2]) fand bei Peripatus zwei Richtungskörper, Beneden und Julin[3]) bei Clavellina, Schauinsland[4]) bei Bothriocephalus, Bütschli[5]) bei Cucullanus elegans, Götte[6]) bei Rhabditis nigrovenosa und Nereis Dumerilii, Vejdovsky[7]) bei Sternaspis, Hoffmann[8]) bei Malacobdella, Korschelt[9]) bei Dinophilus, und in den meisten dieser Fälle lassen sich Wahrscheinlichkeitsgründe dafür geltend machen, dass die Richtungskörper primäre waren. In anderen Fällen ist dies sogar gewiss, wenn z. B. Hoffmann für Clepsine nur einfach von zwei Richtungskörpern spricht, Blochmann desgleichen bei Aplysia, während Whitman später für Clepsine, Manfredi für Aplysia bestimmt die successive Abschnürung derselben vom Ei beobachtet haben. Wahrscheinlichkeiten dürfen indessen in einer solchen Frage nicht mitsprechen, und wir führen diese Fälle nur an, um zu erklären, warum wir in der obigen Liste nicht noch eine grössere Zahl von Arten aufführen konnten.

Es gibt nun aber auch verschiedene Angaben, nach welchen bei Arten mit geschlechtlicher Fortpflanzung nur ein Richtungskörper gesehen wurde. Solche liegen vor für Gonothyraea Lovenii von Bergh[10]), für Branchiobdella von Salensky[11]), für Teredo navalis von Hatschek[12]), für Phascolosoma von Selenka[13]), für Bithynia ten-

---

[1]) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41. 1885.
[2]) Quart. Journ. Microscop. Sc. Vol. 25.
[3]) La segmentation chez les Ascidiens. Brux. 1884.
[4]) Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen. Jena 1885.
[5]) A. a. O.
[6]) A. a. O.
[7]) Untersuch. über Sternaspis. Wien 1881.
[8]) Zur Anat. u. Ontog. v. Malacobdella. Amsterd. 1877.
[9]) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 37. 1882.
[10]) Morphol. Jahrbuch. Bd. V. 1880.
[11]) Biolog. Centralbl. Bd. 2. 1883.
[12]) Arbeit. zool. Insituts zu Wien. Bd. 3. 1880.
[13]) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 25. pag. 444. 1875.

taculata von Sarasin [1]), für Amphioxus von Hatschek [2]), für Scorpaena und Julis von Hoffmann [3]). Es mögen einige von diesen Fällen kurz beleuchtet werden.

Bei Teredo navalis spricht Hatschek nur von „einem Richtungskörperchen", sagt aber ausdrücklich, dass er die Schicksale des Keimbläschens nicht specieller berücksichtigt habe.

Bei Bithynia tentaculata beobachtete Sarasin nur ein Richtungskörperchen, welches sehr klein und schwer zu erkennen war; offenbar kam es aber auch ihm auf ganz andere Dinge an, und er legte keinen Werth darauf, gerade die Bildung der Richtungskörper ins Einzelne zu erforschen.

Bei Phascolosoma beobachtete Selenka 1875 ein Richtungskörperchen, ohne indessen irgend Werth darauf zu legen, die An- oder Abwesenheit eines zweiten festzustellen. Alles, was über Richtungskörper gesagt wird, ist: „Sodann" — nämlich nach dem Verschwinden des Keimbläschens — „wird ein Protoplasmatröpfchen (Rest des Zellkerns?) ausgepresst — vielleicht der Koth des Eies" (a. a. O. p. 444).

Bei Balanus fand Hoek „einen Körper innerhalb der Dotterhaut von befruchteten Eiern, den man der Abbildung nach für einen Richtungskörper halten muss, wenn auch weder ein Kern in demselben angegeben ist, noch seine Herkunft festgestellt wurde. Bei der geringen Bedeutung, welche Hoek den Richtungskörpern beilegte, die er ebenfalls für den ‚Koth des Eies' hielt, kann es nicht Wunder nehmen, wenn er nicht nach einem zweiten forschte. Dabei kommt noch in Betracht, dass gerade bei Entomostraken zwar zwei primäre Richtungskörper von Grobben beobachtet, aber zugleich festgestellt wurde, dass der erste davon vor Bildung der Dotterhaut sich ablöst und deshalb ‚sehr leicht weggeschwemmt' wird, dass man daher an den Eiern (von Cetochilus septentrionalis) in der Regel nur ein einziges Richtungskörperchen vorfindet, nur sehr selten zwei."

In der ganzen Litteratur ist mir nur eine neuere Angabe begegnet, in welcher in Bezug auf ein vermuthlich doch befruchtungsbedürftiges Ei bestimmt angegeben wird: „Es bildet sich nur ein Richtungskörperchen, niemals mehr." Dies sagt Bergh, und zwar in Bezug auf das Ei von Gonothyraea Lovenii, dem bekannten Hy-

---

[1]) Morphol. Jahrb. Bd. 8.

[2]) Arbeiten Wien. zool. Instituts. Bd. 4. 1881.

[3]) Die Ontogenie der Knochenfische. Amsterdam 1881.

droidpolypen mit festsitzenden Medusen. Dass hier Parthenogenese vorkommen sollte, ist sehr unwahrscheinlich, da gewöhnlich männliche und weibliche Stöcke in grosser Zahl nebeneinander wachsen, und der ins Wasser massenhaft entleerte Samen wohl jedes weibliche Medusoid erreicht. Es muss also wohl an eine Unvollkommenheit der Beobachtung gedacht werden, und diese darf bei einem so subtilen und schwierigen Object auch sicherlich angenommen werden, unbeschadet der Genauigkeit und Geschicklichkeit des Beobachters. Derselbe sagt selbst, dass „die Eier schwierig zu isoliren sind und die feineren Vorgänge nur sehr schwer durch die Wände der Gonozooide hindurch beobachtet werden können." Weiter bemerkt BERGH, dass „die zu derselben Zeit wie die Ausstossung des Richtungskörperchens eintretende Bildung des Eikerns der Punkt der ganzen Entwicklung des unbefruchteten Eies" sei, den er „am seltensten und am wenigsten sicher habe beobachten können".

Das ist nun aber gerade derjenige Punkt auf den es ankommt, wenn es sich um die Zahl der primären Richtungskörper handelt; es müsste gezeigt werden, dass die im Ei zurückbleibende Kernhälfte wirklich sich zum Eikern konstituirt und nicht etwa noch eine Richtungsspindel bildet. Das BERGH diesen Punkt nicht entscheiden konnte, lag an der im Jahre 1879 noch unvollkommenen Methode der Untersuchung solchen Objecten gegenüber; begreiflicherweise konnte aber auch er — trotz der so bestimmten Aeusserung — keinen sonderlichen Werth auf die Ein- oder Zweizahl der Richtungskörper legen. Wenn man ferner in Betracht zieht, dass die Eier ganz nackt in der Glockenhöhle des Medusoids liegen und zwar zu dreien gewöhnlich beisammen, so muss man es für sehr wahrscheinlich halten, dass das erste Richtungskörperchen verloren geht, wenn das zweite hervortritt, wie denn auch BERGH selbst beobachtete, dass in Furchung begriffene Eier zuweilen „den" Richtungskörper noch an sich tragen, zuweilen auch nicht. Immerhin würde eine erneute Untersuchung an Schnitten erwünscht sein.

Um nun zu zeigen, wie leicht eines der beiden Richtungskörperchen auch von guten Beobachtern übersehen wird, solange sie nicht ihre Aufmerksamkeit besonders auf diesen Punkt richten, soll noch ein Beispiel vorgeführt werden, welches dies ganz besonders klar macht. In seinen „Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés" beschreibt HALLEZ auch die Eireifung von Leptoplana tremellaris. Er sah „den" Polkörper austreten und meint, derselbe müsse sich später theilen, da man später „pendant tout le cours du développement"

zwei Polkörper unter der Schale finde. Auch für Eurylepta auriculata gibt er nur einen primären Richtungskörper an, und hier hat er die Theilung in zwei secundäre Polzellen gesehen. Wenn man die dazu gehörigen Abbildungen betrachtet, sollte man denken, es sei an der Richtigkeit dieser Angaben nicht zu zweifeln, da nicht nur das Stadium der Ausstossung des Polkörpers, sondern auch das unmittelbar vorhergehende, in dem das Keimbläschen noch vorhanden ist, und das nachher folgende mit dem centralen Furchungskern nebeneinander abgebildet sind.

Dennoch sind diese Angaben irrig, denn Selenka [1]) hat später an dem Ei von Leptoplana Alcinoi aufs genaueste nach directer Beobachtung am lebenden Ei das successive Austreten zweier primärer Richtungskörper aus dem Ei beschrieben und abgebildet. Ein Zweifel darüber kann nicht mehr sein. Ganz ebenso verhält es sich beim Ei von Thysanozoon Diesingii, und wenn auch bei Eurylepta cristata die jüngsten Stadien nicht zur Beobachtung kamen, so wurden doch die zwei Richtungskörper selbst gesehen und festgestellt, dass sie sich ganz so, wie bei den beiden anderen Planariengattungen verhalten.

Zum Schluss dieses kritischen Abschnittes sei noch der Knochenfische gedacht, bei welchen Hoffmann [2]) zuerst Richtungskörper auffand, aber nur einen einzigen. Er beobachtete seine Abschnürung nach dem Eindringen des befruchtenden Samenfadens durch die Mikropyle, sah das Körperchen in den Mikropylkanal hineintreten und glaubte dies als ein Verstopfen des Kanals, als eine Schutzvorrichtung gegen das Eindringen weiterer Spermatozoen auffassen zu sollen. — Nun kann allerdings nicht erwartet werden, dass nachher noch ein zweites Körperchen vom Ei sich abschnüre, allein es spricht alles dafür, dass dies vorher schon geschehen ist, und dass das beobachtete Körperchen das zweite war. Dafür spricht vor allem die Beobachtung von Kupffer und Benecke [3]), welche bei Petromyzon den ersten Richtungskörper vor der Besamung austreten sahen, den zweiten nach derselben, Beobachtungen, die später von W. B. Scott [4]) vollkommen bestätigt worden sind. Auch die Reifungsvorgänge am Ei von Amphibien, wie sie von O. Schulze kürzlich

[1]) Zool. Studien. II. 188.
[2]) Zur Ontogenie der Knochenfische. Amsterdam 1881.
[3]) A. a. O.
[4]) Morphol. Jahrbuch. Bd. 7. pag. 107.

entdeckt wurden, verlaufen genau ebenso und schliesslich dürfen auch die Angaben von AGASSIZ und WHITMAN nicht vergessen werden, welche bei pelagischen Eiern von verschiedenen Knochenfischen „mehrere" Richtungskörper beobachteten. Leider waren ihre Untersuchungen über die Entstehung derselben noch nicht beendet und sie erwähnen deshalb nur „that these bodies do not escape through the mikropyle in the case of Ctenolabius" (a. a. O. pag. 44 [1]). Es waren also deren mindestens doch zwei vorhanden. Das stimmt auch mit den Beobachtungen von KINGSLEY und CONN [2]) vom Jahre 1883, welche im Ei von Merluccius zwei Körperchen beobachteten, über deren Deutung als Polkörper sie indessen zweifelhaft blieben.

Wir gelangen so zu dem Resultat, dass unter allen den Beobachtungen, welche nur einen Richtungskörper für ein vermuthlich befruchtungsbedürftiges Ei angeben, nicht ein einziger unzweifelhafter Fall ist. In keinem Fall ist festgestellt, dass nicht entweder vor dem allein beobachteten Richtungskörper schon ein solcher vom Ei ausgestossen wurde, oder dass sich nicht nachher noch ein zweiter bildete. Keine dieser Beobachtungen kann Anspruch auf Beweisfähigkeit machen.

Wenn man nun die sicheren Beobachtungen zusammenfasst, so ergibt sich, dass bei 66 Arten von Thieren die Eier zwei primäre Richtungskörperchen ausstossen, und dass dies alles Eier sind, deren Befruchtungsbedürftigkeit feststeht, meist auch solche, bei welchen die Befruchtung direct beobachtet ist. Andererseits sind 14 Arten bekannt, welche bestimmt nur ein Richtungskörperchen ausstossen und diese sind ausnahmslos parthenogenetische Eier. Der Schluss wird somit nicht beanstandet werden können, dass befruchtungsbedürftige Eier zwei Richtungskörper bilden, parthenogenetische aber deren nur einen.

Die Bedeutung dieser Thatsachen ist von dem einen von uns [3]) bereits an einem anderen Ort dargelegt worden. Wir werden am Schlusse unserer Abhandlung noch einmal darauf zurückkommen, nachdem zuvor die bisher versuchten Deutungen der Richtungskörper in historischer Reihenfolge vorübergeführt sein werden.

---

[1]) On the Development of some pelagic fish eggs, preliminary notice in „Proceed. Americ. Acad. of Arts and Sciences". Vol. XX. 1884.

[2]) Some Observations on the Embryology of the Teleosts. Memoirs of the Boston Soc. Nat. Hist. Vol. III. 1883.

[3]) WEISMANN, Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Polyphemus oculus. Ein nahezu reifes Sommerei aus dem Eierstock, aus dem mit Sublimatalkohol getödteten Thier herauspräparirt und mit Methylgrün gefärbt. Nz die drei Nährzellen, Rsp Richtungsspindel. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{\text{VIII}}$ = 390.

„ 2. Polyphemus. Frisch in den Brutraum übergetretenes Sommerei, zwei Minuten nachher mit Sublimatalkohol getödtet. Rsp Richtungsspindel. Vergrösserung: Seibert $\frac{3}{\text{homog. Immers.}}$ = 900.

„ 3. Polyphemus. Ein Sommerei aus dem Brutraum, 20 Minuten nach dem Legen getödtet. Die Dotterhaut, Dh, ist gebildet; die Richtungsspindel liegt schräg zur Ebene des Papiers. Vergrösserung: Seibert $\frac{3}{\text{homog. Immers.}}$ = 900.

„ 4. Polyphemus. Sommerei aus dem Brutraum nach Ausstossung des Richtungskörpers, Rk, und dicht vor dem Beginn der ersten Furchung. Fsp Furchungsspindel in der Tiefe. Ausnahmsweise sind hier die drei Nährzellen, Nz, mit in den Brutraum übergetreten und hängen dem Ei fest an. Vergrösserung: Seibert $\frac{1}{\text{V}}$ = 330.

„ 5. Polyphemus. Ein Sommerei etwas weiter vorgeschritten; die erste Furche schneidet ein. Der Richtungskörper, Rk, liegt auf der unteren Fläche des Eies. Vergrösserung: Seibert $\frac{1}{\text{V}}$ = 330.

„ 6. Polyphemus. Sommerei in die vier ersten Furchungszellen zerklüftet. Rk Richtungskörper; die Dotterhaut ist fortgelassen. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{\text{VIII}}$ = 390.

„ 7. Polyphemus. Sommerei in demselben Stadium der Furchung, aber mit getheiltem Richtungskörper, dessen eine Hälfte eine Spindelfigur enthält, während die andere in zwei Stücke zerfallen ist. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{\text{VIII}}$ = 390.

Fig. 8. Polyphemus. Dasselbe Stadium von einem anderen Ei des gleichen Thieres. Das eine der beiden secundären Richtungskörperchen in drei Körner zerfallen. Verrgrösserung: Hartnack $\frac{3}{\text{VIII}}$ = 390.

„ 9. Bythotrephes longimanus. Ein frisch in den Brutraum übergetretenes Sommerei: Thier mit Sublimatalkohol getödtet und Ei herauspräparirt und mit Methylgrün gefärbt. Das Keimbläschen liegt oberflächlich, ist in seinem Umriss noch erkennbar, enthält aber bereits Elemente der Richtungsspindel. A und B zwei verschiedene Ansichten derselben Richtungsspindel. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{\text{VIII}}$ = 390.

„ 10. Bythotrephes. Ein vor Kurzem in den Brutraum übergetretenes Sommerei. Das Richtungskörperchen, Rk, hat sich abgeschnürt und liegt dicht unter der Dotterhaut, mit dem Furchungskern, Fk, noch durch Spindelfasern verbunden. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{\text{VIII}}$ = 390.

„ 11. Bythotrephes. Sommerei in Vorbereitung zur ersten Furchung. Der Richtungskörper liegt eingebettet im Protoplasma des Eikörpers; dass er sich von der Dotterhaut zurückgezogen hat, beruht auf Einwirkung des Sublimats. Die Furchungsspindel ist gebildet (Fsp) und lässt an ihren Polen je drei helle Körperchen erkennen. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{\text{homog. Immers.}}$ = 560.

„ 12. Bythotrephes. Sommerei in nahezu dem gleichen Stadium; doch liegt an Stelle der drei bläschenförmigen Gebilde je ein grösserer ovaler Körper an den Polen der Furchungsspindel, das „Attractionscentrum" bezeichnend; Richtungskörper, Rk, an der unteren Fläche des Eies gelegen. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{\text{VIII}}$ = 390.

„ 13. Bythotrephes. Sommerei desselben Stadiums. Richtungskörper oberflächlich gelegen, so dass sein Kern besonders deutlich hervortritt; vom Richtungskörper fast ganz verdeckt liegt in der Tiefe der eine Pol der Furchungsspindel, Fsp. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{\text{VIII}}$ = 390.

„ 14. Bythotrephes. Sommerei mit zwei Furchungskernen und bereits einschneidender erster Furche; nur eine Richtungszelle, Rk. Vergrösserung: Hartnack $\frac{8}{\text{VIII}}$ = 390.

„ 15. Bytotrephes. Sommerei nach erfolgter Theilung in zwei Furchungshälften. Nur eine, oberflächlich gelegene Richtungszelle, Rk. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{\text{VII}}$ = 280.

„ 16. Bythotrephes. Sommerei etwas weiter vorgeschritten. Die beiden ersten Furchungskerne in Theilung begriffen. Richtungkörper langgestreckt. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{\text{VIII}}$ = 390.

Fig. 17. Bythotrephes. Sommerei mit vier Furchungskugeln. Richtungskörper noch immer einfach. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{VIII}$ = 390

„ 18. Sommerei desselben Stadiums, aber mit drei sekundären Richtungskörpern, Rk. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{VIII}$ = 390.

„ 19. Bythotrephes. Sommerei mit acht Furchungszellen; die Richtungskörper nur noch zwei kleine Körner, Rk. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{VIII}$ = 390.

„ 20. Bythotrephes. Sommerei unmittelbar vor dem 32zelligen Furchungsstadium; am animalen Pol waren die Zellen aber noch nicht alle mit der Theilung fertig. Ansicht des vegetativen Pols, an den die zwei letzten Reste der Richtungskörper gerückt sind. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{VIII}$ = 390.

„ 21. Moina paradoxa. Frisch in den Brutraum übergetretenes Sommerei, unmittelbar darauf mit Sublimatalkohol getödtet. Rk der Richtungskörper und von diesem schräg gegen das Centrum hinabsteigend ein deutlicher Rest der Richtungsspindel, Rsp, und der Furchungskern, Fk. Die Dotterhaut ist schon gebildet, aber hier nicht sichtbar gemacht. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{VIII}$ = 390.

„ 22. Moina paradoxa. Sommerei von demselben Stadium mit Richtungskörper, Rk, und weit abgehobener Dotterhaut, Dh. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{VIII}$ = 390.

„ 23. Leptodora hyalina. Das an die Oberfläche getretene Keimbläschen eines reifen Sommereies, nach dem lebenden Thier gezeichnet. Kbl Keimbläschen mit deutlicher, aber bereits sehr blasser Membran und einem Körnerinhalt, der theilweise Vacuolen aufzusitzen scheint. P Protoplasma der Rinde des Eies, D Dotterkugeln. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{VII}$ = 280.

Tafel II.

Fig. 24. Leptodora hyalina. Stück der Oberflächenschicht eines Sommereies mit dem schon stark abgeblassten und dem Aussehen nach nicht von den Dotterkugeln, D, zu unterscheidenden Keimbläschen, Kbl. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{VII}$ = 280.

„ 25. Leptodora. Das zur Richtungsspindel, Rsp, umgewandelte Keimbläschen aus einem Sommerei, in der protoplasmatischen Rindenschichte, P, des Eies gelegen und nach dem am lebenden Thier beobachteten Schwinden des Keimbläschens durch Tödten mit 2%iger Essigsäure sichtbar gemacht. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{VII}$ = 280.

Fig. 26. Leptodora. Ein frisch in den Brutraum übergetretenes Sommerei mit Sublimatalkohol getödtet; Oberflächenansicht. Rk Richtungszelle. D die Dotterkugeln. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{IV}$ = 95.

" 27. Leptodora. Sommerei aus dem Brutraum im zweiten Stadium der Furchung. Die zwei ersten, in der Tiefe des Dotters gelegenen Zellen sind in Theilung begriffen, kein Richtungskörper mehr sichtbar. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{IV}$ = 95.

" 28. Leptodora. Sommerei, achtzelliges Stadium; die mit strahligen Ausläufern versehenen Zellen liegen jetzt auf der Oberfläche des Eies. Tödtung mit Sublimatalkohol und Färbung mit Methylgrün; kein Richtungskörper mehr zu sehen. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{IV}$ = 95.

" 29. Leptodora. Sommerei, achtzelliges Stadium, alle Zellen in Theilung begriffen. Die Zellausläufer bilden ein Netz, welches die Dotterelemente grossentheils umschliesst. Vergrösserung: Seibert $\frac{3}{III}$ = 225.

" 30. Leptodora. Sommerei, Stadium von etwa 64 Zellen; wie die vorhergehenden behandelt. Vergrösserung: Seibert $\frac{3}{III}$ = 225.

" 31. Daphnia longispina. Das Richtungskörperchen eines Sommereies, das mit Sublimatalkohol getödtet und mit Methylgrün gefärbt war. Aus dem Brutraum, kurze Zeit nach der Ablage des Eies; Dh Dotterhaut. Vergrösserung: Seibert $\frac{1}{V}$ = 330.

" 32. Daphnella brachyura. Kürzlich in den Brutraum übergetretenes, aber schon mit Dotterhaut versehenes Sommerei, mit Sublimatalkohol getödtet. Am einen Eipol liegt die Richtunpsspindel. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{VII}$ = 280.

" 33. Daphnella brachyura. Junges Sommerei aus dem Brutraum im Achtzellenstadium; die verästelten Zellen liegen auf der Oberfläche des Dotters; Rk die Richtungszelle am Pol des Eies. Oel Oeltropfen im Centrum. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{VII}$ = 280.

" 34. Daphnella brachyura. Sommerei aus dem Brutraum kurz nach Ablage. Rk die Richtungszelle, hier mit deutlichem Kern. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{VII}$ = 280.

Tafel III.

Fig. 35. Daphnella brachyura. Sommerei aus dem Brutraum mit Richtungszelle, Rk, und der ersten Furchungsspindel, Fsp, die hier nicht ganz central liegt, wohl wegen dem an sie anstossenden grossen Oeltropfen, Oel. Behandlung mit Sublimatalkohol und Methylgrün. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{VII}$ = 280.

Fig. 36. Sida crystallina. Sommerei aus dem Brutraum im Vierzellenstadium. Doch waren die vier Furchungskerne, Fk, nur undeutlich als dunkle Flecke sichtbar. Die Richtungszelle, Rk, liegt hier nicht ganz am Pol des Eies. Oel Oelkugel. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{VII} = 280$.

„ 37. Daphnia longispina. Sommerei aus dem Brutraum im Beginn der Furchung. Das Richtungskörperchen, Rk, an dem der Kern nicht deutlich zu erkennen war, liegt an der Langseite des Eies, darunter in der Tiefe des Dotters, aber nicht genau im Centrum des Eies die erste Furchungsspindel, Fsp. Vergrösserung: Seibert $\frac{1}{V} = 330$.

„ 38. Daphnia longispina. Sommerei aus dem Brutraum im Vierzellenstadium. Rk das Richtungskörperchen, dessen Kern deutlich. Vergrösserung: Seibert $\frac{1}{V} = 330$.

„ 39. Daphnia longispina. Sommerei aus dem Brutraum im Vierzellenstadium. Rk der Richtungskörper, in dem eine deutliche Kernspindel. Vergrösserung: Seibert $\frac{1}{V} = 330$.

„ 40. Daphnia longispina. Sommerei mit zwei Furchungszellen, deren Kerne, Fk, als helle Körper erscheinen. Der Richtungskörper hat sich in zwei Zellen getheilt, jede mit deutlichem Kern. Vergrösserung: Seibert $\frac{1}{V} = 330$.

Tafel IV.

Fig. 41. Conochilus volvox, Ehrenberg. Ein Sommerei im Ovarium mit den drei anstossenden Nährzellen. Kbl Keimbläschen in der Umbildung zur Richtungsspindel begriffen; Knäuelstadium der Karyokinese. Vergrösserung: Seibert $\frac{1}{VII}$ 900.

„ 42. Conochilus volvox. Sommerei mit der Richtungsspindel, Rsp. Vergrösserung: Seibert $\frac{1}{VII} = 900$.

„ 43. Conochilus volvox. Sommerei mit Richtungskörper, Rk, und Furchungskern im Ruhestand, Fk. Vergrösserung 900.

„ 44. Conochilus volvox. Sommerei mit Richtungskörper, Rk, und erstem Furchungskern, Fk.

„ 45. Conochilus volvox. Sommerei mit dem bereits im Schwinden begriffenen Richtungskörper, Rk, und dem Furchungskern, der sich zur Theilung anschickt. Diese Figur ist aus zwei aufeinander folgenden Schnitten combinirt, da Richtungskörper und Furchungskern nur auf je einem Schnitt zu sehen waren.

„ 46. Conochilus volvox. Sommerei, etwas weiter entwickelt. Das Richtungskörperchen ist verschwunden und die erste Theilung des Furchungskerns vollendet. Der eine der beiden Kerne, Fk', ist bereits wieder bläschenförmig und mit Fadenknäuel im Inneren, der andere, Fk'', liegt tiefer und ist noch von Strahlensonne umgeben.

Fig. 47. Conochilus volvox. Sommerei nach der ersten Furchung in zwei ungleiche Zellen, Fz' und Fz" getheilt. In letzterer eine Kernspindel. Aus zwei Schnitten combinirt.

„ 48. Conochilus volvox. Sommerei nach der zweiten Theilung.

(Alle Figuren von 41—48 sind nach Schnittpräparaten gezeichnet, alle bei derselben Vergrösserung, Seibert $\frac{1}{VII}$ [homogene Immersion = 900] mit der Camera gezeichnet.)

„ 49. Callidina bidens, Ehrenberg. Sommerei nach Ausstossung des Richtungskörpers, Rk, dessen Zellnatur hier deutlich; Ei vor Beginn der Furchung. Fk Furchungskern. Nach dem lebenden Thier gezeichnet. Vergrösserung: Seibert $\frac{1}{VII}$ = 900.

„ 50. Callidina bidens. Dasselbe Ei, etwas gedrückt; man erkennt im Furchungskern zwei Reihen von Chromatinballen. Vergrösserung dieselbe.

„ 51. Cypris reptans. Ei aus dem Eileiter. Die Schale, Dh, ist noch nicht von Maschenräumen durchsetzt; Kbl Keimbläschen. Schnittpräparat mit Pikrokarmin und Hämatoxylin gefärbt. Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{VII}$ = 280.

„ 52. Cypris reptans. Ei aus dem Eileiter; das Keimbläschen in Umwandlung begriffen, aber noch central gelegen. Schnittpräparat.

„ 53. Das umgewandelte Keimbläschen liegt nahe der Oberfläche des Eies; Vergrösserung: Hartnack $\frac{3}{VII}$ = 280.

„ 54. Cypris reptans. Frisch abgelegtes Ei; die Dotterhaut enthält Maschenräume. Rsp der zur Richtungsspindel sich umwandelnde Kern. Schnittpräparat. Vergrösserung: Seibert $\frac{1}{V}$ = 330.

„ 55. Cypris reptans. Ebensolches Ei, ein wenig weiter entwickelt. Rsp Richtungsspindel. Schnittpräparat.

„ 56. Cypris reptans. Ebensolches Ei, der Richtungskörper, Rk, hat sich abgeschnürt; Fk Furchungskern. Schnittpräparat. Vergrösserung: Seibert $\frac{1}{V}$ = 330.

„ 57. Cypris reptans. Ebensolches Ei; der Furchungskern in der Umbildung zur Furchungsspindel. Schnittpräparat, an einer Seite zerrissen vom Messer.

„ 58. Cypris reptans. Ei im Stadium der Zweitheilung; Richtungskörper am einen Pol gelegen. Schnittpräparat.

„ 59. Cypris reptans. Späteres Furchungsstadium des parthenogenetischen Eies. Der Richtungskörper, Rk, hat sich in zwei secundäre Zellen getheilt. Schnittpräparat. Vergrösserung wie bei den vorhergehenden Figuren: Seibert $\frac{1}{V}$ = 330.

Überreicht vom Verfasser

(Separat-Abdruck aus dem »Zoologischen Anzeiger« No. 233. 1886.)

Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern.

Von Dr. August Weismann, Professor in Freiburg i. Br.

Als Anhang an meine 1885 erschienene Schrift »Die Continuität des Keimplasmas« hatte ich die kurze Mittheilung folgen lassen, daß es mir gelungen sei, festzustellen, daß auch von parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern Richtungskörperchen ausgestoßen werden. Meine damaligen Beobachtungen bezogen sich auf *Polyphemus Oculus*. Ich habe seitdem noch andere Arten auf den betreffenden Vorgang hin geprüft, zuerst allein, dann in Gemeinschaft mit meinem Schüler, Herrn Ishikava aus Tokio. Unsere Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen, und bei den mancherlei Schwierigkeiten, welche der Gewinnung sicherer Resultate auf diesem Gebiete entgegenstehen, wird unsere von Abbildungen begleitete ausführliche Darstellung auch noch nicht in nächster Zeit erscheinen können, um so weniger, als wir beabsichtigen, dieselben auf eine möglichst große Zahl von Formen auszudehnen. Da ich indessen einmal die Thatsache selbst zur Stütze meiner theoretischen Ansichten über sexuelle Fortpflanzung und verwandte Fragen öffentlich ausgesprochen habe, so möchte ich nicht allzulange Zeit hingehen lassen, ohne meine Behauptung auch zu begründen und darzulegen, auf welcher Art Beobachtungen sich dieselbe stützt. Ich lasse deshalb hier einige der bisher gewonnenen Ergebnisse in kurzer Zusammenstellung folgen.

Bei *Polyphemus Oculus* rückt das Keimbläschen in dem reifenden Sommerei an die Oberfläche und verwandelt sich in eine senkrecht auf die Fläche des Eies gerichtete Kernspindel. Darauf tritt das Ei in den Brutraum über, ist zuerst — wie bekannt — noch hüllenlos, scheidet aber dann rasch eine dünne Dotterhaut aus. Während dies geschieht, theilt sich die Kernspindel und ihre peripherische Hälfte, umgeben von ziemlich viel Protoplasma, schnürt sich als Richtungs-

körperchen ab. Dies geschieht an oder ganz in der Nähe des animalen Pols des Eies. Das Richtungskörperchen ist relativ groß und läßt Kern und Zellkörper vollkommen klar erkennen. Die innere Hälfte der Richtungsspindel wird zum Furchungskern, der bald darauf die erste Theilung eingeht, nachdem er vorher als kugelige Sonne gegen den Mittelpunct des Eies gerückt ist. Während der nun folgenden Furchung des Eies liegt das Richtungskörperchen am animalen Pol — natürlich stets innerhalb der Dotterhaut. Wenn die vier ersten Furchungszellen gebildet sind, theilt es sich in zwei Zellen, die dann rasch in Körner zerfallen und resorbirt werden. Wenigstens ist in den späteren Furchungsstadien, oder gar nach Ablauf der Furchung und Bildung der Keimhaut nichts mehr von ihnen zu sehen.

Bei *Bythotrephes longimanus* erfolgt die Ausstoßung des Richtungskörpers in ganz ähnlicher Weise. An frisch gelegten, d. h. in den Brutraum übergetretenen Eiern ist noch kein Richtungskörper zu sehen, wohl aber die Richtungsspindel. Sobald dann die Dotterhaut abgeschieden ist, sieht man innerhalb derselben, dem Eikörper dicht angeschmiegt die Richtungszelle mit deutlichem Kern und großem Zellkörper, ganz ähnlich derjenigen von *Polyphemus*. Die Umwandlung der proximalen Hälfte der Richtungsspindel zum Furchungskern wurde hier bisher noch nicht beobachtet, wohl aber das unmittelbar darauf folgende Stadium der Bildung der ersten Furchungsspindel. Im Stadium der ersten Eitheilung ist die Richtungszelle noch einfach, sobald aber vier Furchungszellen vorhanden sind, trennt auch sie sich in zwei Hälften. Im achtzelligen Stadium sind diese beiden Richtungszellen schon zu kleinen, stark lichtbrechenden Kügelchen zusammengeschrumpft, die am Eipol in der Vertiefung liegen, welche zwischen den vier dort zusammenstoßenden Furchungskugeln offen bleibt. In den späteren Stadien sinken sie noch mehr in die Tiefe, und verkleinern sich noch mehr, um schließlich ganz zu verschwinden.

Bei *Moina paradoxa* konnte die Richtungsspindel im reifenden Eierstocksei bereits nachgewiesen werden, ja es gelang in einem Falle den Austritt des Richtungskörperchens direct am lebenden Thier zu beobachten. Derselbe fand noch im Ovarium statt und es scheint dies bei *Moina* regelmäßig so vor sich zu gehen, da das ganz frisch in den Brutraum abgelegte Ei stets schon das Richtungskörperchen enthält. Dasselbe ähnelt durchaus dem von *Bythotrephes* und *Polyphemus*, d. h. es ist eine Zelle mit deutlichem, bläschenförmigem Kern, recht groß im Verhältnis zum jungen Ei, aber über die Eioberfläche nicht hervorragend, sondern in die Substanz des Eies eingesenkt, so daß ihre freie Außenfläche in derselben Ebene mit der Eioberfläche liegt. Sobald die Dotterhaut gebildet ist, umschließt sie Ei- und Richtungszelle

ganz dicht. Diese Richtungszelle ist offenbar derselbe Körper, den schon Grobben beschrieben und vermuthungsweise als Richtungskörper ganz richtig gedeutet hat. Er verschwindet während der ersten Furchungsstadien, in Eiern von sechzehn Zellen ist er nicht mehr zu sehen.

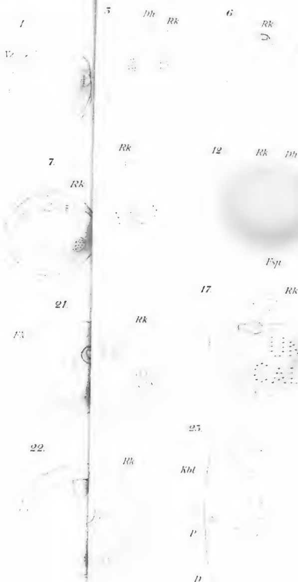
Bei *Leptodora* habe ich schon vor vielen Jahren das Schwinden des Keimbläschens im reifenden Sommerei beobachtet und zwar am lebenden Thier, aber es wollte mir damals nicht gelingen, die Umwandlung zur Kernspindel und die Ausstoßung einer Richtungszelle wahrzunehmen. Diese beiden Vorgänge konnten auch jetzt noch nicht beobachtet werden, dagegen aber fand ich an zweien, vor Kurzem erst in den Brutraum übergetretenen Sommereiern eine Zelle auf der Oberfläche des Eies unter der Eischale, ganz vom Aussehen der Richtungszelle bei *Bythotrephes* und *Polyphemus*, nur größer, wenn auch nicht im Verhältnis zu der ungleich bedeutenderen Größe des kugeligen und dotterreichen Eies.

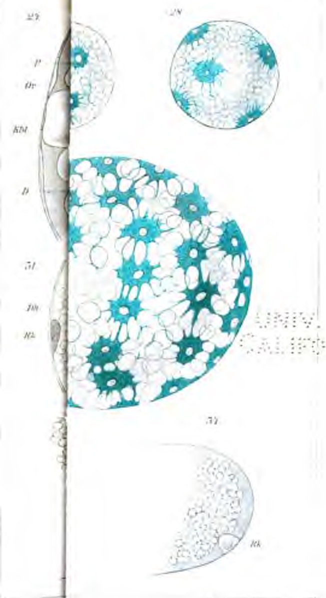
Auch an der Gattung *Daphnia* konnte der Austritt eines Richtungskörperchens festgestellt werden und zwar bei derselben Art, *D. longispina*, bei welcher Leydig schon im Jahre 1860 Richtungskörper gesehen zu haben glaubte. Die Körperchen, welche dieser ausgezeichnete Beobachter damals an einem eben in den Brutraum übergetretenen Ei wahrnahm, befanden sich indessen außerhalb der Eischale und können schon deshalb nicht mit dem Richtungskörper identificirt werden, den ich jetzt beschreiben will. Dieser ist an frisch ausgetretenen Eiern überhaupt noch nicht vorhanden. An diesen sieht man nur einen hellen Fleck in der Mitte etwa zwischen dem einen Pol des Eies und dem Äquator, der der Richtungsspindel entspricht. Kurze Zeit später liegt hier in der Ebene der Eioberfläche das ziemlich große Richtungskörperchen, dessen Kern oft noch die Spindelfasern von der Theilung her erkennen läßt, während der kreisrunde oder oblonge Zellkörper vollkommen homogen erscheint. Während nun in der Tiefe des Dotters die erste und bald auch die zweite Theilung des Furchungskerns vor sich geht, bereitet sich auch das Richtungskörperchen zur Theilung vor; sein Kern bildet sich zur faserigen Spindel um, und es erfolgt die Theilung in zwei Zellen, die dicht bei einander liegen bleiben, um sich dann im weiteren Verlauf der Furchung aufzulösen. Bei dieser Gattung *Daphnia*, bei welcher eine totale Dotterfurchung nicht eintritt, und in Zusammenhang damit das Ei seine Schale vollständig ausfüllt, behalten die Richtungszellen die eigenthümliche Lage, die sie im Beginn der Entwicklung bei allen beobachteten Arten haben, dicht unter der Schale und nicht in einem freien Raum, wie bei vielen anderen thierischen Eiern, sondern eingesenkt in die weiche

Oberflächenschicht des Eies. Sie sind deshalb auch schwer sichtbar, wenigstens ohne Anwendung geeigneter Reagentien.

Nach diesen Mittheilungen dürfte es wohl als sicher zu betrachten sein, daß bei den parthenogenetischen Eiern dieser Daphniden ein echtes Richtungskörperchen bei der Eireifung ausgestoßen wird. Die genauere mit Abbildungen versehene Darstellung der hier mitgetheilten und der noch weiter zu gewinnenden Resultate wird s. Z. in den »Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. Br.« erscheinen.

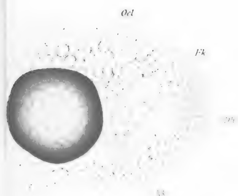
Lindau am Bodensee, 21. August 1886.


1
Vz
5
Dh
Rk
6
Rk
7.
Rk
Rk
12.
Rk
Dh
Fsp
17.
Rk.
21.
Rk
22.
Rk
23.
Kbl
P
D

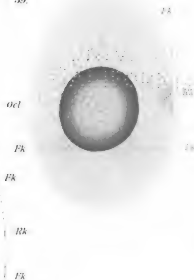


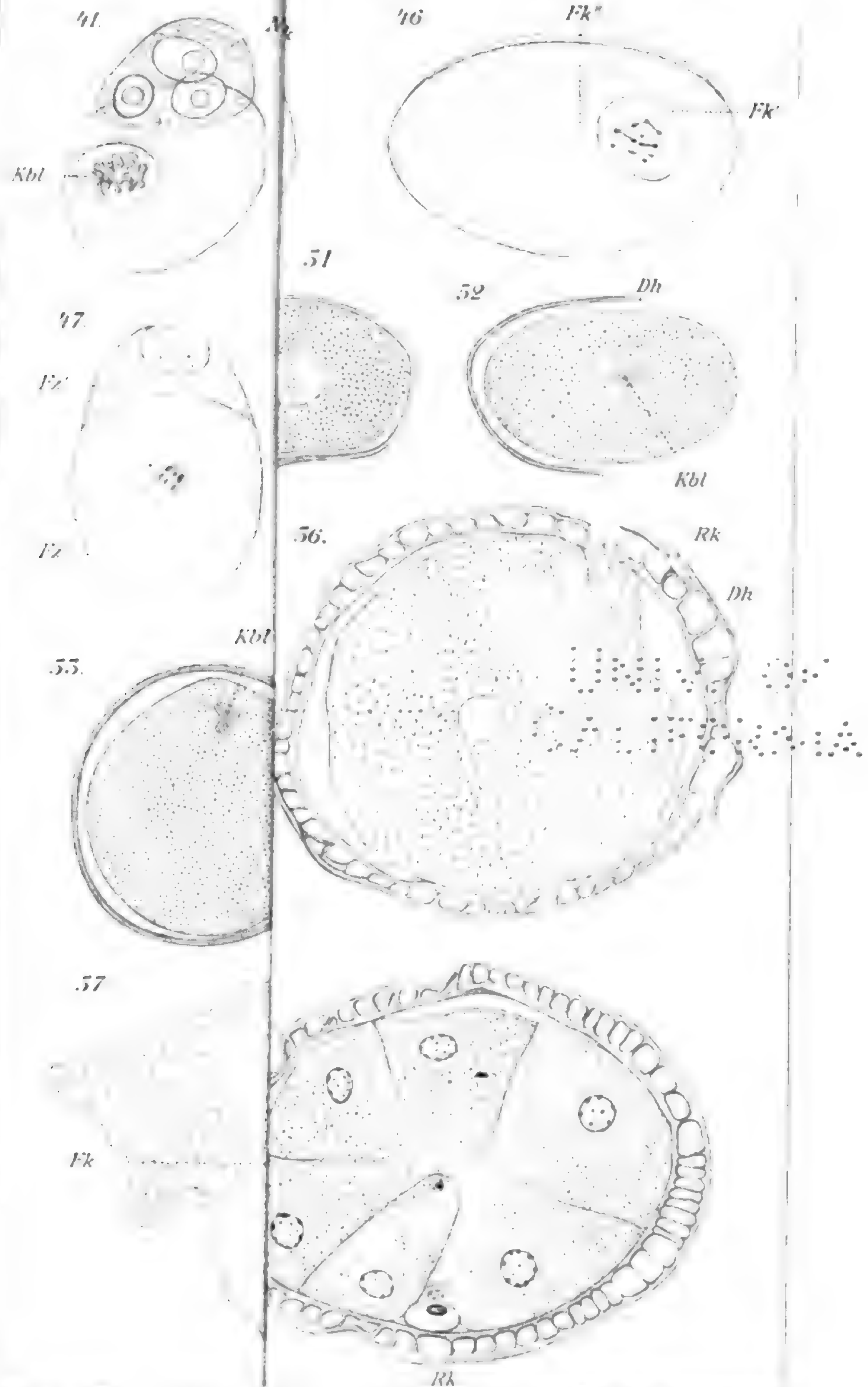
UNIV. OF CALIFORNIA

Digitized by Google



39.




41.
Kbl
46
Fk''
Fk'
47.
Fz'
Fz
51
52
Dh
Kbl
53.
Kbl
56.
Rk
Dh
57
Fk
Rk

Ueber den

Rückschritt in der Natur.

Von

Dr. AUGUST WEISMANN.

Der

Bau des Menschen

als Zeugniss für seine Vergangenheit

Von

Dr. R. Wiedersheim.

Die Principien

der

Wahrscheinlichkeits-Rechnung.

Eine logische Untersuchung

von

Dr. Johannes von Kries.

Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper.

Von

Weismann und **Ischikawa,** Freiburg i. Br.

Mit 4 lithographischen Tafeln.

Separatabdruck

aus den

Zoologischen Jahrbüchern.

Abtheilung für Anatomie und Ontogenie der Thiere.

Herausgegeben von Professor Dr. J. W. Spengel in Giessen.

Dritter Band.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper.

Von

Weismann und **Ischikawa,** Freiburg i. Br.

Hierzu Tafel XXV—XXVIII.

Einleitung.

Vorliegende Untersuchungen bilden die Fortsetzung der von uns im Jahr 1887 veröffentlichten Arbeit „Ueber die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern“ [1]). Während dort der Schwerpunkt der Untersuchung auf die Feststellung der Thatsache gerichtet war, dass bei parthenogenetischen Eiern nur ein Richtungskörper gebildet, also die Kernsubstanz des Eies nur einmal halbirt wird, ist er hier im Gegentheil hauptsächlich darauf gerichtet, nachzuweisen, dass bei befruchtungsbedürftigen Eiern stets eine zweimalige Halbirung der Kernsubstanz stattfindet und zwei Richtungskörper gebildet werden.

In unserer eben citirten ersten Schrift konnte zwar schon nach den Untersuchungen Anderer eine ansehnliche Liste von Arten ausgeführt werden, deren befruchtungsbedürftige Eier zwei Richtungskörper bilden, und zwar aus zahlreichen niedern und höheren Gruppen des Thierreichs, aber es mussten doch noch grosse Lücken gelassen werden in dem Nachweis, dass es sich hier um eine gesetzmässige Erscheinung von allgemeiner Gültigkeit handle. Diese Lücken nach Möglichkeit auszufüllen, ist die Aufgabe der vorliegenden Schrift, in welcher

---

1) Sonder-Abdruck aus den „Berichten der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. Br.“ Bd. 3. Freiburg i. Br. 1887.

übrigens ausser eignen Untersuchungen auch alles zusammengetragen worden ist, was uns an neuen Thatsachen von Seiten andrer Beobachter inzwischen bekannt geworden ist.

Wir selbst waren vor allem bemüht, die Reifungserscheinungen des Eies auf dem Gebiet der Crustaceen-Klasse klar zu legen. Einestheils deshalb, weil hier ausser unsern früheren Beobachtungen über die parthenogenetischen Eier der Daphniden und Ostracoden nur äusserst wenig bekannt war, und andrerseits, weil wir hier in der Lage waren, bei denselben, oder doch bei nahe verwandten Arten die Richtungskörperbildung an parthenogenetischen und an befruchtungsbedürftigen Eiern einander gegenüberzustellen.

Wir sind nicht mit der Ueberzeugung an die Untersuchung gegangen, dass das von dem Einen von uns aufgestellte „Zahlengesetz der Richtungskörper“[1]) ausnahmslose Gültigkeit haben müsse, dass überall parthenogenetische Eier nur einen, befruchtungsbedürftige aber zwei Richtungskörper bilden müssen, es schien uns vielmehr denkbar, dass Ausnahmen davon vorkommen könnten, d. h. dass das Wesentliche des Vorgangs, die Regelung der Kernsubstanz des Eies nach Masse und Beschaffenheit, auch einmal unter einer andern Form vor sich gehen könne als der der Richtungskörper-Bildung. Wir waren gefasst darauf, auch einmal bei befruchtungsbedürftigen Eiern nur ein primäres Richtungskörperchen sich bilden zu sehen, allein bis jetzt sind wir einer Ausnahme vom Gesetz nicht begegnet. Von unsern theoretischen Vorstellungen aus wären nach zwei Richtungen hin solche Ausnahmen von der Regel denkbar gewesen. Es hätte bei befruchtungsbedürftigen Eiern nur ein Richtungskörper vorkommen können, und zwar entweder nur der zweite, oder nur der erste. Niemand kann voraussagen, ob es nicht irgendwo Eier von so einfachem Bau und so wenig specifisch histologischer Ausprägung giebt, dass sie ein besonderes histogenes Idioplasma nicht bedürfen und deshalb auch den Kerntheil nicht auszustossen brauchen, der dieses Idioplasma enthält: den Kern des ersten Richtungskörpers. Aber auch das Unterbleiben der Bildung des zweiten Richtungskörpers wäre denkbar gewesen, sobald die Reductionstheilung des Kerns, auf welche nach unsrer Vorstellung die zweite Theilung des Eikerns abzielt, nicht mit einer ungleichen, sondern ausnahmsweise einmal mit einer gleichen Theilung des Zellkörpers einhergegangen

1) Weismann, „Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung.“ Jena 1887.

wäre. Bei Cirripedien (*Lepas* und *Peltogaster*) glaubten wir in der That eine Zeit lang, einen solchen Fall vor uns zu haben, da es uns zuerst nicht gelingen wollte, ein zweites Richtungskörperchen nachzuweisen, und da die Kleinheit der Eier und ihre eigenthümliche Entstehungs- und Vermehrungsweise einen solchen Sachverhalt als möglich erscheinen liess. Allein es zeigte sich dann doch, dass auch hier ein zweiter primärer Richtungskörper gebildet wird, so dass wir bis jetzt irgend eine Ausnahme vom Zahlengesetz der Richtungskörper anzuführen ausser Stand sind.

Die Embryogenese im eigentlichen Sinn konnte natürlich in diese Untersuchungen nicht hereingezogen werden, dagegen haben wir, wenn möglich, die Copulation der beiden Geschlechtskerne noch zu beobachten gesucht und können darüber einige neue Angaben machen.

Was die Methoden betrifft, deren wir uns zur Untersuchung bedienten, so konnte die Beobachtung an ganzen Eiern, die in Sublimat-Alkohol getödtet und dann mit Methylgrün gefärbt worden waren, hier nur selten Anwendung finden. So vortreffliche Dienste uns diese Methode auch bei den Sommereiern mancher Daphniden und Räderthiere geleistet hat, so reicht sie doch bei grösseren und undurchsichtigen Eiern nicht aus. Wir griffen hier zu derselben Methode, die wir schon früher bei den parthenogenetischen Eiern der Ostracoden angewandt hatten: Tödten in heissem Alkohol, dem etwas Sublimat beigesetzt ist, Härten und Zerlegen in Schnittserien. Die Färbung wurde dann entweder mit Picrocarmin und Hämatoxylin, oder nur mit Hämatoxylin bewerkstelligt. Die achromatischen Elemente der Kernspindeln treten dabei allerdings nicht oder nur schwach hervor, um so deutlicher und schärfer aber die chromatischen. Da es bei unserer Untersuchung nicht auf ein Studium der Karyokinese als solcher ankam, sondern in erster Linie nur auf die Durchführung des Zahlengesetzes der Richtungskörper, so genügte diese Färbungs-Methode vollkommen. Die meisten der untersuchten Arten würden auch für den ersteren Zweck wenig geeignet gewesen sein, theils der Kleinheit der Chromatin-Elemente, theils der Masse und Beschaffenheit der Dotter-Elemente halber.

Wir werden nun in Folgendem eine ausführliche Darstellung der Richtungskörper-Bildung bei befruchtungsbedürftigen Eiern verschiedener Crustaceen-Ordnungen und einer Gallwespe geben, sowie auch den Vorgang bei den parthenogenetischen Eiern von *Artemia salina* beschreiben. Unsere zahlreichen Beobachtungen über die Dauereier der Daphniden dagegen sollen hier nur in kurzer Zusammenfassung

so weit mitgetheilt werden, als es nöthig ist, um zu einem Ueberblick über alle bis heute gefundenen Thatsachen über die Richtungskörper-Bildung gelangen zu können. Wir verschieben eine eingehende Darstellung der Reifungs- nnd Befruchtungs-Vorgänge bei den Daphniden aus dem Grund auf eine weitere, später nachfolgende Abhandlung, weil sich in dieser Thiergruppe dabei auffallende Vorgänge gezeigt haben, die mit dem Zahlengesetz der Richtungskörper nicht direct zusammenhängen und die wir gern zu gesonderter Darstellung bringen möchten. Es sind dies die Vorgänge, welche wir zuerst als „partielle Befruchtung" gedeutet haben, für welche aber besser eine andere Bezeichnung zu wählen sein wird, wie die auch jetzt noch nicht ganz abgeschlossene Weiterführung der Untersuchungen gelehrt hat.

I. Specieller Theil.

1. Die Dauereier der Daphniden.

Unsere Untersuchungen beziehen sich auf sechs Arten, zwei Polyphemiden und vier Daphninen, nämlich auf *Bythotrephes longimanus*, *Polyphemus oculus*, *Daphnia pulex*, *Daphnia longispina*, *Moina rectirostris* und *Moina paradoxa*. Bei allen diesen Arten sind die Dauereier undurchsichtig und wurden deshalb auf Schnittserien untersucht, bei allen verläuft der Reifungsprocess des Eies ganz ähnlich. Im Ovarium bereits wandelt sich das Keimbläschen zur ersten Richtungsspindel um, aber erst im Brutraum, und nachdem bereits die Samenzelle eingedrungen und die Bildung der Dotterhaut begonnen hat, schnürt sich die erste Richtungszelle an der Oberfläche des Eies ab. Es folgt dann die Bildung der zweiten Richtungsspindel und die Abtrennung des zweiten Richtungskörpers, der nahe dem ersten dicht unter die Eischale sich lagert, eingesenkt in den Eikörper. Eine secundäre Theilung des ersten Richtungskörpers, wie sie bei den parthenogenetischen Eiern regelmässig erfolgt, haben wir hier nicht beobachtet.

2. Die parthenogenetischen Eier von *Artemia salina*.

Schlamm aus den Salzsümpfen bei Marseille, den wir der Güte des Herrn Marion verdanken, lieferte uns das Material zu diesem Theil unsrer Untersuchung. Derselbe wurde am 14. Juni 1887 mit süssem Wasser übergossen, und es entwickelten sich schon bald einige Artemien aus ihm, obwohl derselbe 9 Jahre lang völlig trocken aufbewahrt worden war. Schon am 11. Juli waren sechs Weibchen nahe-

zu erwachsen und trugen Eier im Uterus. Es ist schon seit den Untersuchungen JOLY's bekannt [1]), dass die Marseiller Colonie von *Artemia*, wenn nicht ausschliesslich, so doch vorwiegend aus Weibchen besteht. JOLY konnte unter 3000 untersuchten Thieren kein Männchen entdecken und schloss daraus, dass entweder die Thiere Zwitter seien, oder dass, wenn Männchen dennoch existiren sollten, eine einzige Befruchtung für mehrere aufeinanderfolgende Generationen ausreiche (1840). Im Jahre 1873 beobachteten dann CARL VOGT und v. SIEBOLD [2]) Artemien aus Salzlachen derselben Küste, und auch sie konnten nur Weibchen auffinden, so dass der letztgenannte Forscher mit vollem Recht ihre Fortpflanzungsweise als Parthenogenese in Anspruch nahm. Auch wir erhielten aus dem Marseiller Schlamm fast ausschliesslich Weibchen, welche sich parthenogenetisch fortpflanzten, und zwar zuerst durch Subitaneier, d. h. durch Eier, welche sich sofort und noch im Uterus der Mutter zu Embryonen entwickeln uud dann als Nauplius-Larven von dort ausschwärmen. An diesen Eiern sind die nachfolgenden Untersuchungen angestellt. Dass sie sich parthenogenetisch entwickelten, wurden dadurch gesichert, dass die Thiere, die zur Untersuchung benutzt werden sollten, schon vor ihrer Reife in besondern Behältern isolirt wurden. Am 14. Juni war der trockene Schlamm mit Wasser angesetzt worden, am 20. Juli gebar zum ersten Mal eines der Weibchen Junge, und zur selben Zeit fand sich unter den Weibchen ein halbwüchsiges Männchen von 7 mm Körperlänge mit grossen Greifzangen am Kopf vor. Es blieb indessen das einzige, und auch in den späteren Generationen trat keines wieder auf. Immerhin beweist es, dass in der Marseiller *Artemia*-Colonie die Fähigkeit, Männchen hervorzubringen, nicht gänzlich erloschen, wenn auch vielleicht auf die erste Generation des Jahres beschränkt ist. Es wäre nicht ohne Interesse, wenn darüber an Ort und Stelle genauere Beobachtungen angestellt werden könnten.

Unser einziges Männchen machte zuerst am 24. Juli Begattungsversuche an einem Weibchen, welches rothbraune Dauereier im Uterus trug; doch vergeblich, das Weibchen suchte es abzuschütteln und liess sich nicht zur Begattung herbei. Auch später kam es — soweit unsre Beobachtung es controliren konnte — niemals zur Begattung, obwohl

---

1) JOLY, „Histoire d'un petit Crustacé (l'Artemia salina)" etc., in: Annales des Sciences Nat., T. 13, 1840, p. 251.

2) SIEBOLD, „Ueber Parthenogenesis der Artemia salina", in: Sitz.-Ber. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. v. 7. Juni 1873.

das Männchen bis zum 20. October, also vier Monate lebte, und auch dann, als wir es tödteten, noch munter umherschwamm. In der letzten Zeit machte es keine Begattungsversuche mehr.

Die Eier, auf welche sich unsere Beobachtungen über Bildung des Richtungskörpers beziehen, stammten alle von isolirten Weibchen her und waren Subitan-Eier. Solche Eier sind ziemlich gross und bestehen fast ganz aus einem feinkörnigen Dotter von grünlichblauer Farbe. Eine sehr dünne Schicht von Protoplasma überzieht die Dotterkugel auf der Oberfläche, und im reifenden Eierstocks-Ei steigt das grosse Keimbläschen an die Oberfläche (Fig. 1) und liegt unmittelbar unter dieser Rindenschicht. Um diese Zeit erkennt man eine grosse Zahl von Chromatin-Körnern, zwischen 30 und 40 etwa, die an einem nicht färbbaren hellen Faden zu einer mehrfach verschlungenen Schnur aufgereiht zu sein scheinen (Taf. XXV, Fig. 1 A). Etwas später, unmittelbar nachdem das Ei in den Uterus übergetreten ist, findet man sie dann ganz regelmässig angeordnet in der Aequatorial-Ebene der Richtungsspindel liegen, deren achromatische Fasern bereits zu erkennen sind (Fig. 2). Die Spindel bildet sich innerhalb des Contours des Keimbläschens und liegt zuerst tangential zur Eioberfläche, während schon die zu Stäbchen ausgewachsenen Chromatinkörner anfangen sich der Quere nach zu theilen. Die ganze Spindel macht dann eine Drehung um 90°, so dass jetzt die Spindelachse senkrecht zur Eioberfläche steht, und die äussere Hälfte der Spindel wird dabei ganz kurz, gewissermaassen niedergedrückt (Fig. 3). Sodann erfolgt die Lostrennung des einen Richtungskörpers, der hier, wie bei allen bisher darauf untersuchten parthenogenetischen Eiern, auch der einzige bleibt. Der Vorgang der Abtrennung selbst lässt sich natürlich auf Schnitten nicht verfolgen, aber wohl gelang es uns, den ziemlich grossen und zuerst fast kugeligen Richtungskörper unmittelbar nach vollendeter Abschnürung nachzuweisen (Fig. 4 *Rk*). Derselbe verhält sich etwas anders als bei den Daphniden, insofern er ganz aus dem Eikörper heraustritt, so also wie bei den meisten andern Thieren, und nun frei zwischen dem Ei und der gleichzeitig gebildeten zarten Dotterhaut liegt. An demselben Ei, welches in einem Schnitt das Richtungskörperchen aufwies, erkannte man an einem der folgenden Schnitte die zum Eikern umgewandelte innere Hälfte der Richtungsspindel, auch kugelig von Gestalt und schon etwas in die Tiefe der Dotterkugel eingesunken, ohne sichtbaren Protoplasmahof (Fig. 4 *Eik*). Dieser Kern spielt nun die Rolle des Furchungskerns, bildet sich zur Furchungsspindel um, und in Fig. 5 sehen wir bereits die durch Theilung aus

ihm entstandenen zwei ersten Furchungskerne, mit deren Trennung sich das ganze Ei gleichzeitig in die zwei ersten Furchungskugeln gespalten hat. Das Richtungskörperchen liegt etwas abgeflacht in der Nähe des einen — vermuthlich des animalen — Eipols (*Rk*).

Weiter haben wir die Entwicklung nicht verfolgt; das Beobachtete genügt, um sicher zu stellen, dass bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von *Artemia* nur ein primärer Richtungskörper gebildet wird. Ob derselbe sich später etwa in zwei secundäre Körper spaltet, ist uns unbekannt geblieben.

3. *Branchipus.*

Grube war es, der die Gattung *Branchipus* in zwei Gattungen spaltete, in *Artemia* und *Branchipus* sensu strictiore. Diese Unterscheidung mag in systematischer Hinsicht ganz gerechtfertigt sein, insofern trotz der geringfügigen Unterschiede zwischen beiden Formenkreisen doch jeder wieder aus einer Anzahl verschiedener Arten besteht. Dass aber diese Gattungs-Unterschiede — hauptsächlich Vorhandensein oder mehr oder weniger vollständige Verkümmerung der Schwanzgabel und Zusammenziehung des 8. und 9. Abdominalsegmentes in eines — sehr geringe und schwankende sind, geht schon aus den vielbesprochenen Beobachtungen und Versuchungen von Schmankewich [1]) hervor, der bekanntlich durch Veränderung des Salzgehaltes des Wassers die *Artemia*-Form nahezu in eine *Branchipus*-Form umwandeln konnte.

Wir heben dies deshalb hier hervor, weil unsere hier folgenden Beobachtungen über die Zahl der Richtungskörper bei *Branchipus* dadurch insofern eine erhöhte Bedeutung erlangen, als sie, mit denen von *Artemia* zusammengehalten, gewissermaassen die beiderlei Eier einer und derselben Gattung darstellen, *Branchipus* die befruchtungsbedürftigen, *Artemia* aber die parthenogenetischen. Gern hätten wir die befruchtungsbedürftigen Eier von *Artemia* untersucht, allein es war uns nicht möglich, derselben habhaft zu werden, da der ungewöhnlich kalte Winter von 1887 auf 88 unsern Plan, die von Leydig seiner Zeit entdeckte geschlechtliche Colonie von *Artemia* bei Cagliari auf Sardinien in den Kreis unserer Untersuchungen zu ziehen, vereitelte. Die Thiere erschienen nicht in diesem Winter.

1) „Ueber das Verhältniss der Artemia salina etc.", in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Suppl. zu Bd. 25, 1875.

Die Eier von *Branchipus* sind bekanntlich kugelig und werden bei ihrem Eintritt in den Uterus befruchtet, worauf sich dann sofort die Dotterhaut um sie bildet, und bald auch die dicke und harte Schale, deren Substanz von den Uterindrüsen geliefert wird. Wenn man deshalb ein Thier tödtet, unmittelbar nachdem Eier in den Uterus übergetreten sind, kann man sicher sein, die Bildung der Richtungskörper und Einiges vom Befruchtungsvorgang zu sehen. Wir haben den ersteren Vorgang hier nicht so ausführlich verfolgt wie bei andern Arten, die gegebenen Abbildungen einiger Schnitte werden indessen genügen, um zu beweisen, dass hier zwei primäre Richtungskörper gebildet werden. Fig. 13, Taf. XXV stellt einen Schnitt durch ein Ei vor, welches in der ersten Theilung begriffen ist; die beiden Furchungskerne hängen noch zusammen, aber die Furche zwischen den Zellkörpern hat bereits einzuschneiden begonnen, und in ihr liegen drei Richtungskörper (*Rk* 1 und 2), welche also die Bildung von zwei primären Körpern beweisen, deren erster sich nachträglich, und zwar sehr früh schon getheilt hat (Fig. 13 A).

Fig. 12 zeigt die Copulation der Geschlechtskerne im Centrum des Eies. Die Verschmelzung derselben hat noch nicht stattgefunden, beide Kerne besitzen noch Bläschenform, liegen aber dicht an einander, in ihrem Innern unregelmässig vertheilt eine grössere Zahl von Chromatin-Körnchen.

4. *Estheria.*

Die Eier von *Estheria cycladoides* sind für unsere Studien weniger geeignet, als man erwarten konnte. Sie sind relativ sehr klein, und ihr feinkörniger Dotter überwiegt so sehr gegen das Protoplasma und gegen die ungemein kleinen Kerngebilde, dass es recht schwer hält, die letzteren überhaupt aufzufinden. Wir haben es daher trotz der Leichtigkeit, mit der man die Thiere züchten, die Reifung der Eier verfolgen und den Moment ihres Austritts in den Brutraum, sowie die Begattung beobachten kann, doch wieder aufgegeben, an diesem Objecte die Vorgänge der Eireifung und Copulation ausführlich und im Einzelnen zu verfolgen. Doch haben wir wenigstens das Hauptsächlichste davon gesehen und feststellen können, dass zwei primäre Richtungskörper auch hier gebildet werden.

Fig. 27 u. 27 A, Taf. XXVII zeigten dieselben dicht neben einander auf der Oberfläche des Eies liegend und scheinbar nur aus je einem Kern bestehend. Die geringe Menge von Protoplasma, welche dieselben ohne

Zweifel auch hier umgiebt, ist nur als dunkler Contour sichtbar. Ebenso schien sie auch bei den beiden Geschlechtskernen sehr gering zu sein, welche in diesem Falle ihre Vereinigung nicht im Mittelpunkte des Eies, sondern ziemlich nahe unter den Richtungskörpern vollzogen (Fig. 27 *Eik* + *Spk* und Fig. 27 *B*).

5. *Eupagurus prideauxii.*

Das Material zu unseren Untersuchungen erhielten wir auf der Zoologischen Station zu Neapel in reichlicher Menge und in frischem Zustand. Die Krebse wurden sofort nach Empfang auf junge Stadien ihrer Eier durchgesehen, und wo sich solche fanden, wurden dieselben vom Thier abgelöst und nach der oben angegebenen Methode mit heissem Sublimatalkohol getödtet, gehärtet und in Schnittserien zerlegt. Die Thiere in Gefangenschaft legen zu lassen, glückte nur selten und ist auch entbehrlich, da man auf die beschriebene Weise eine grosse Zahl Eier der jüngsten Stadien erhalten kann, zumal die Hunderte von Eiern, welche das einzelne Thier mit sich herumträgt, nahezu auf dem gleichen Stadium sich befinden. Wir konnten sowohl die Erscheinungen der Eireifung, als die der Befruchtung auf zahlreichen Schnitten studiren.

Die jüngsten der bereits abgelegten Eier zeigten an einem Punkt der Oberfläche das zur ersten Richtungsspindel umgewandelte Keimbläschen, noch tangential gelagert (Taf. XXVI, Fig. 14), wie die Stellung der Aequatorialplatte erkennen lässt. Bei etwas älteren Eiern hat sich dann die Spindel gedreht und steht nun in radialer Richtung (Taf. XXVI, Fig. 15 *Rsp* 1).

Die Aequatorialplatte scheint 12 Chromatin-Elemente zu enthalten, deren Spaltung in der Querrichtung [1]) in Fig. 15 deutlich zu sehen ist, wie in Fig. 16 ihr Auseinanderrücken an die Pole der Spindel. Auf letzterer Figur ist die Zahl der Elemente geringer angegeben, was indessen wohl kaum der Wirklichkeit entspricht und auf Zufälligkeiten des Präparates beruhen mag. Auf Fig. 18 ist die

1) Wenn in dieser Abhandlung wiederholt von einer „Quer"-Theilung der Chromatin-Elemente der Aequatorialplatte gesprochen wird, so steht dies nur scheinbar in Widerspruch mit der sonst allgemein angenommenen „Längsspaltung" dieser Elemente. Die Spaltung erfolgt eben in der Aequatorialebene, und es hängt von der Form der Elemente selbst ab, ob man sie als Quer- oder als Längstheilung bezeichnen muss. Hier z. B. wachsen die sphäroidalen Körner zu Stäbchen aus, welche die Aequatorialebene in ihrer Längsmitte schneidet.

Trennung des ersten Richtungskörpers beinahe vollendet, welche sodann in Fig. 19 A und B von der Fläche gesehen dargestellt ist. In demselben Ei war bereits die zweite Richtungsspindel völlig ausgebildet (Fig. 19 C und D), und auch diese scheint wieder 12 Chromatin-Elemente zu enthalten, die sich der Quere nach theilen. Von Längsspaltung zu reden, wäre hier nicht zutreffend, da die Elemente rundliche Körnchen sind, die sich vor der Theilung zu Stäbchen strecken und senkrecht auf der Aequatorialebene stehen, in der auch ihre Theilung erfolgt.

Das Eindringen der Spermazelle in's Ei erfolgt schon etwas früher. In Fig. 20 liegt bereits der Eikern im Mittelpunkt des Eies, umgeben von einem sternförmigen Protoplasma-Körper, dessen Ausläufer zwischen die Dotterkugeln eindringen und mit dem feinen Netz von Protoplasma-Fäden und -Platten zusammenhängen, welches alle Dotterelemente umspinnt und bis an die Oberfläche des Eies reicht. Dort bildet es dann wieder eine compacte, wenn auch dünne Schicht, die Rindenschicht des Eies.

Eikern und Protoplasma-Mantel desselben kann man trotz dieses Zusammenhangs mit dem erwähnten Protoplasma-Netz doch auch hier als Binnen-Eizelle bezeichnen. Nicht weit von ihr liegt tief im Innern des Dotters der Sperma-Kern (Fig. 20 *Spz*), ebenfalls von einem Protoplasma-Mantel umhüllt (Fig. 20 A, *Spz*).

Etwas später findet man dann die beiden Kerne im Mittelpunkt des Eies inmitten e i n e r gemeinsamen, sternförmigen Protoplasma-Masse (Fig. 21 *Fk*), und auf der Oberfläche des Eies erkennt man die beiden Richtungskörper (*Rk* 1 und 2). Die Geschlechtskerne befinden sich wohl im sog. Knäuelstadium; eine grosse Zahl sphäroider Chromatin - Elemente liegen unregelmässig zerstreut im Innern der bläschenförmigen Kerne, theilweise jedenfalls unter einander verbunden durch blasse Fäden. Eine Verschmelzung der Kerne ist noch nicht eingetreten. Sie erfolgt aber bald, wie aus Taf. XXVII, Fig. 22 und 23 zu ersehen ist. In Fig. 22 hat die Verlöthung der Kerne an einer Stelle bereits begonnen, und die Chromatinkörner mit ihren Verbindungsfäden beginnen schon sich gegen diese Stelle hin zu sammeln. In Fig. 23 ist bereits Verschmelzung in grösserer Ausdehnung eingetreten, und die Concentrirung der Chromatin-Elemente gegen die Verschmelzungsfläche hin ist noch auffallender. Etwas später findet man dann nur e i n e n grossen Kern im Mittelpunkt des Eies.

Auch die Umwandlung des Furchungskernes zur ersten Furchungsspindel haben wir gesehen und das Auseinanderrücken der Chromatin-

Stäbchen beobachtet. Die Fig. 23 A und 23 B geben davon eine Anschauung und zeigen, dass die Kernelemente hier sehr zahlreich sind, scheinbar viel zahlreicher als in den Richtungsspindeln. Doch ist eine genaue Zählung nicht ausführbar gewesen.

6. *Mysis.*

Die Untersuchung mariner Crustaceen hatten wir mit einer kleinen *Mysis* begonnen, die in Schaaren in einigen der Schau-Aquarien der neapolitanischen Station lebt, in der Hoffnung, an ihr ein besonders günstiges, weil stets zu habendes Material zu finden. Diese Hoffnung wurde jedoch dadurch getäucht, dass die Kern-Elemente bei dieser Art sehr klein sind. Wir vertauschten deshalb diesen Podophthalmen bald gegen den viel günstigeren *Eupagurus.* Doch wurde immerhin so viel festgestellt, wie auf den beiden Schnitten Taf. XXVII, Fig. 25 und 26 zu sehen ist. Der erstere zeigt ein Ei, auf dessen Oberfläche am einen Pol eine Richtungskörper-Masse liegt, in der zwei Kerne deutlich (bei stärkerer Vergrösserung) zu erkennen waren. Dies müssen also die beiden primären Richtungskörper sein, da ein einziger primärer Körper sich niemals so früh schon in secundäre Zellen theilt. Der Eikern (*Eik*), oder vielmehr die sternförmige Binnen-Eizelle befindet sich auf dem Weg nach dem Mittelpunkt des Eies, um dort mit der Spermazelle (*Spz*) zusammenzutreffen, welche von dem den Richtungskörpern entgegengesetzten Pol her ins Ei eingedrungen ist. Man erkennt ihre Bahn und die strahlenförmigen Ausläufer ihres Zellkörpers. Fig. 26 zeigt die Vereinigung der beiden Geschlechtszellen im Mittelpunkt des Eies; die beiden Kerne liegen noch unverschmolzen neben einander.

7. *Orchestia.*

An dem ovalen, recht grossen und dotterreichen Ei einer neapolitanischen *Orchestia*-Art fanden wir die Richtungskörper schon fertig auf der Oberfläche des Eies in der Nähe des einen Poles liegen, während im Mittelpunkt des Eies die Copulation der Geschlechtskerne gerade begonnen hatte. Taf. XXVII, Fig. 24 zeigte die Lage der Richtungskörper; Fig. 24 A lässt bei stärkerer Vergrösserung erkennen, dass es deren drei sind, von denen der eine etwas grösser ist und gesondert liegt, die andern beiden kleiner und dicht beisammen. Die letzteren entsprechen zusammen dem ersten primären Richtungskörper, der einzeln liegende dem zweiten primären.

Die copulirenden Kerne im Centrum des Eies zeigt Fig. 24 B

bei stärkerer Vergrösserung, die farblosen Verbindungsfäden der Chromatin-Körner, welche bei *Eupagurus* so deutlich waren, konnten hier vermuthlich wegen der Kleinheit des Objectes nicht erkannt werden.

8. *Lepas anatina* und *Balanus.*

Die Umwandlung des Keimbläschens zur ersten Richtungsspindel geht schon im Eierstock vor sich, wie Taf. XXV, Fig. 6 zeigt, auf welchem die Richtungsspindel bereits gebildet ist, wenn sie auch noch tangential liegt. Später stellt sie sich auch hier radial, wie Fig. 7 zeigt, und der erste Richtungskörper schnürt sich ab, während sich unter ihm die zweite Richtungsspindel bildet (Fig. 8). Das Präparat ist kein Schnitt, sondern es zeigt ein Stückchen der Eioberfläche, auf welcher, eingesenkt in die Eisubstanz, der Richtungskörper liegt, während die zweite Spindel etwas darunter zu denken ist (*Rsp* 2). Die Abschnürung des zweiten Richtungskörpers haben wir nicht beobachtet, dass sie aber erfolgt, kann keinem Zweifel unterliegen, da in Fig. 8 die im Ei zurückgebliebenen Kernelemente bereits wieder zur Aequatorialplatte einer Spindel angeordnet sind.

Bei *Balanus* hat schon Hoek vor längerer Zeit einen Richtungskörper gesehen, und zwar an den dem Mantelraum entnommenen jungen Eiern. An solchen sieht man in der That stets einen solchen Körper dem einen Eipol aufliegen, aber nur einen, der zweite ist wie bei *Lepas* nicht ohne Weiteres nachzuweisen, und wir mussten darauf verzichten, dies zu thun, da es uns an einer hinreichenden Menge von Material fehlte. In Ovarial-Eiern konnten wir die erste Richtungsspindel nachweisen, in deren Aequatorialplatte vier Doppel-Chromatinelemente von Körnerform enthalten sind.

9. *Peltogaster paguri.*

Auch bei diesem Schmarotzer des *Eupagurus prideauxii* lassen sich die Richtungskörper nur schwer auffinden und es bedurfte vieler vergeblicher Untersuchungen, ehe es uns glückte den Nachweis zweier primärer Richtungskörper hier zu erbringen.

Die Umwandlung des Keimbläschens zur ersten Richtungsspindel geht schon im Ovarium vor sich. Färbt man ein reifes Ei mit Methylgrün, so tritt das umgewandelte Keimbläschen an der Oberfläche des Dotters, eingesenkt in denselben, sehr gut hervor, und man erkennt ausser dem noch persistirenden Nucleolus etwa ein Dutzend ziemlich grosse Chromatin-Körner in der gleichmässig feinkörnigen Masse der Kernsubstanz, von denen häufig — ob immer, können wir nicht bestimmt

sagen — je zwei durch einen weniger stark gefärbten Faden verbunden sind (Taf. XXV, Fig. 9).

Fig. 10 zeigt ein Ei aus dem Mantelraum, an welchem beide Richtungskörper bereits abgetrennt sind (*Rk* 1 und 2), während gerade unter ihnen eine Anzahl Chromatin-Körner den Eikern anzeigen. Noch im Stadium der Zweitheilung des Eies finden sich diese beiden primären Richtungskörper am Pol des Eies, ohne dass eine secundäre Theilung des einen von ihnen stattgefunden hätte.

10. *Spathegaster tricolor.*

Die Eier dieser Gallwespe werden im Juli gelegt, und zwar in die Unterfläche zarter Eichenblätter. Man kann die Ablage derselben gut beobachten, wenn man die Thiere in einem hellen Zwinger ausschlüpfen lässt und ihnen frisches Eichenlaub darbietet. Bald nach dem Ausschlüpfen erfolgt die Begattung, und meist noch am selben Tag beginnen die Weibchen in die Blattflächen einzustechen. Die Eier werden einzeln in das Parenchym des Blattes gelegt, aber oft viele ziemlich nahe beisammen, wie man ja auch die daraus erwachsenden linsenförmigen *Neuroterus*-Gallen in grösserer Zahl, manchmal bis zu über einem Dutzend auf einem und demselben Blatt findet. Wie Adler zuerst gezeigt hat, stehen die früher als Arten besonderer Gattungen beschriebenen Gallwespen: *Spathegaster tricolor* und *Neuroterus fumipennis* in einem und demselben Generationskreis, die erstere tritt im Sommer auf und ist die Geschlechtsform, die letztere erscheint im Frühjahr und ist die parthenogenetische Generation. Es wäre interessant gewesen, die Eier beider Generationen auf ihre Reifungserscheinungen zu prüfen; da wir indessen im Frühjahr des nöthigen Materials ermangelten, mussten wir uns zunächst auf die Geschlechts-Generation beschränken.

Trotz der bedeutenden Kleinheit der Eier, deren Durchmesser nur 0,008 Mn. beträgt, eignen sich dieselben doch ganz wohl zur Untersuchung, indem sie sich mit dem Blattstück, in dem sie liegen, härten und in Schnitte zerlegen lassen. Bei durchfallendem Lichte kann man die frisch gelegten Eier zwar nicht mit blossem Auge, wohl aber mit der Lupe wahrnehmen und mit ihrer unmittelbaren Umgebung herausschneiden. Wir konnten dabei die Angabe Adler's und Beyerinck's vollkommen bestätigen, dass nämlich das Ei selbst noch keinen Reiz auf das umgebende Blattgewebe ausübt, dass somit nicht ein Gift bei der Ablage des Eies in das Pflanzengewebe gelangt, welches die Ursache der Gallenwucherung ist, wie man früher annahm.

Die Eier von *Spathegaster tricolor* enthalten nur wenig Dotter, der in Gestalt grösserer und kleinerer kugeliger Körner ziemlich gleichmässig im Zellkörper des Eies vertheilt ist. Die jüngsten Eier, welche wir erhielten, zeigten bereits zwei primäre Richtungskörper in der Oberflächenschicht des Eies (Taf. XXVIII, Fig. 28, *Rk* 1 und 2). Beide bestanden aus einem ovalen Kern, in dem mehrere sehr kleine Chromatinkörnchen lagen, und waren eingebettet in das Eiprotoplasma, ohne dass man einen eigentlichen, zu ihnen selbst gehörigen Zellkörper bemerken konnte. Darunter lag ein zweites Kerngebilde, offenbar der Eikern (*Eik*), und etwas seitlich davon, auch noch in der Rinde des Eies, ein stärker gefärbter Fleck, den man vielleicht als Spermakern deuten darf (*Spk?*).

In etwas älteren Eiern beobachteten wir wiederholt die Copulation der beiden Geschlechtskerne (Fig. 29). Sie geht in der Tiefe des Eikörpers vor sich, und zwar — soweit unsere Beobachtungen reichen — ganz so wie bei Crustaceen. Wir fanden die Kerne theils so, wie in Fig. 28 dargestellt, zur Hälfte sich deckend und dicht aufeinanderliegend, theils auch länger gestreckt und mit ihrem einen Ende sich kreuzend. Die Verschmelzung derselben haben wir nicht gesehen, die Chromatinkörnchen sind kleiner als in den Richtungskörpern, und ihre Zahl lässt sich nicht mit Bestimmtheit angeben, wenn es auch den Anschein hat, als lägen ihrer vier in jedem Kern.

Noch etwas später fanden wir die Copulation schon vollzogen und die erste Furchungsspindel gebildet. In Fig. 30 sieht man dieselbe etwas schräg von oben, so dass nur die eine der beiden Tochter-Kernplatten zu sehen ist; die andere lag tiefer und hätte, ohne das Bild zu verwirren, nicht wohl eingezeichnet werden können. In diesem Stadium befinden sich die beiden Richtungskörper noch wie vorher dicht beisammen in der Rinde des Eies und zeigen noch keine Vorbereitungen zu weiterer Theilung. Ob dieselbe später eintritt, haben wir bisher nicht beobachten können.

Zum Schluss dieser Angaben über Gallwespen-Eier sprechen wir Herrn Dr. Adler unsern herzlichen Dank aus für die liebenswürdige Bereitwilligkeit, mit welcher er uns seine reiche Erfahrung in Bezug auf die Wahl des richtigen Untersuchungsobjectes zur Verfügung stellte und uns mit Material versorgte. Ohne seinen Rath würden wir jedenfalls nicht ohne Umwege die für diese Untersuchung am besten passende Art herausgefunden haben.

Zusammenstellung der bis jetzt bekannten Belege zum „Zahlengesetz der Richtungskörper" und Vertheidigung seiner Deutung.

Wir verstehen unter dem „Zahlengesetz der Richtungskörper" die empirische Thatsache, dass bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern nur ein Richtungskörper gebildet wird, bei befruchtungsbedürftigen aber deren zwei. Inwiefern es berechtigt ist, dieses Beobachtungs-Resultat als ein biologisches „Gesetz" zu bezeichnen, soll in der Folge besprochen werden, nachdem zuerst das empirische Material, welches zur Begründung desselben bis heute vorliegt, in systematischer Gruppirung hier vorgeführt worden ist. Als das betr. Gesetz zuerst von dem Einem von uns aufgestellt wurde [1]), gebrauchte derselbe die hier gewählte Bezeichnung dafür noch nicht; es hat sich aber inzwischen als recht wünschenswerth herausgestellt, irgend eine kurze Bezeichnung dafür zu haben.

Wir geben zuerst eine Zusammenstellung der wenigen Beobachtungen von parthenogenetischen Eiern, lassen dann die weit zahlreicheren an befruchtungsbedürftigen Eiern folgen, um sodann aus dem vorgelegten Material Schlüsse auf die Gesetzmässigkeit der Erscheinung zu ziehen. Schliesslich sollen noch einige Bemerkungen zu Gunsten der von dem Einen von uns früher schon versuchten Deutung des Gesetzes Platz finden, sowie einige weitere Erwägungen.

I.

Die Eireifung bei parthenogenetischen Eiern wurde bisher untersucht und dabei die Abschnürung von nur einem Richtungskörper festgestellt bei folgenden Arten:

1) *Polyphemus oculus* durch Weismann.
2) *Leptodora hyalina* durch Weismann und Ischikawa.
3) *Bythotrephes longimanus* " " "
4) *Moina rectirostris* " " "
5) *Moina paradoxa* " " "
6) *Daphnia longispina* " " "

---

1) Weismann, „Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung." Jena 1887.

7) *Daphnella brachyura* durch WEISMANN und ISCHIKAWA.
8) *Sida crystallina* „ „ „ „
9) *Artemia salina* „ „ „ „
10) *Cypris reptans* „ „ „ „
11) *Cypris fuscata* „ „ „ „
12) *Callidina bidens* (Räderthier) „ „ „
13) *Conochilus volvox* „ „ „ „
14) Eine nicht bestimmte Aphide durch BLOCHMANN.
15) *Forda formicaria* (Aphide) „ „

II.
Verzeichniss der Arten, bei welchen zwei primäre Richtungskörper nachgewiesen sind[1]).

I. Coelenteraten.

1. Spongien.
   Spongilla nach FIEDLER[2]).
2. Hydromedusen.
   Aeginopsis nach O. HERTWIG.
   Nausithoë „ „ „
   Pelagia „ „ „
   Lucernaria nach KOWALEWSKY.
   Millepora plicata nach SIDNEY HICKSON[3]).

1) Den Literatur-Nachweis geben wir nur bei solchen Arten, bei denen wir ihn nicht schon in unserer ersten gemeinsamen Abhandlung in den „Berichten der Freiburger naturforschenden Gesellschaft", Bd. 3, Heft 1, 1887 (auch als Separatum erschienen bei J. C. B. Mohr, Freiburg i. Br. 1887) gegeben haben.

2) In: Zool. Anzeiger vom 28. November 1887, p. 634.

3) In: Proceed. Royal Soc. Vol. 43, No. 261. 8. Dec. 1887, und Phil. Transact. of the Royal Soc. Vol. 179 (1888), p. 193. Der Verfasser beschreibt den Vorgang folgendermaassen: „before maturation the germinal vesicle disappears and a spindle-shaped body with longitudinal striae appears, which throws out the first polar globule. A second and larger spindle appears after the first polar globule is thrown out, which in its turn discharges the second polarglobule". Diese Beobachtung ist um so wichtiger, als es die einzige Hydroidpolypen-Art ist, bei welcher der Vorgang bisher eingehend studirt wurde, und als sie die ältere Angabe R. BERGH's entkräftet, welcher — wie in unserer früher erschienenen Abhandlung „Ueber die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern"

2. Siphonophoren.
   Hippopodius nach P. E. Müller.
3. Ctenophoren.
   Gegenbauria cordata nach O. Hertwig.

II. Würmer.

1. Plathelminthen.
   Leptoplana tremellaris nach Selenka.
   Euryleptus " "
   Thysanozoon " "
   Stylochopsis nach Götte.
   Malacobdella und andere Nemertinen nach Hofmann.
2. Nemathelminthen.
   Ascaris megalocephala nach Nussbaum, E. van Beneden, Carnoy u. A.
   Ascaris lumbricoides nach Carnoy, Boveri.
   Coronilla robusta nach Carnoy.
   Filaroides mustelarum "
   Spiroptera strumosa "
   Sagitta nach Hertwig und Fol.
3. Gephyreen.
   Thalassema nach Conn.
4. Annulaten.
   Eupomatus uncinatus nach Hatschek.
   Hermella alveolata nach Horst.
   Chaetopterus pergamentaceus nach Wilson.
   Pomatoceros (Serpula) nach von Drasche.
   Nephelis nach Bütschli und O. Hertwig.
   Haemopis nach O. Hertwig.
   Myzostoma nach Beard.
   Clepsine nach Hofmann und Whitman.
   Dinophilus nach Korschelt.
   Rhynchelmis nach Vejdovsky[1]).

III. Echinodermen.

Echinus lividus nach Hertwig und Fol.
Echinus brevispinosus " " "

besprochen wurde — nur einen Richtungskörper bei *Gonothyraea* beobachtet hatte. Es ist jetzt wohl nicht mehr daran zu zweifeln, dass der zweite nur nicht zur Beobachtung gelangt war.

1) „Zrani Oplozeni Ryhovani Vaicka. V. Praze 1888.

Toxopneustes variegatus nach SELENKA.
Asteracanthion nach HERTWIG.
Asterias glacialis nach FOL.

IV. Mollusca.

1. Lamellibranchiata.
Ostrea nach BROOKS.
Tellina nach O. HERTWIG.
Unio pictorum nach RABL.

2. Gasteropoden.
Amphorina coerulea nach TRINCHESE.
Amphorina siottii „ „
Neritina fluviatilis nach BLOCHMANN.
Helix pomatia und *nemoralis* nach JHERING.
Helix aspersa nach PEREZ.
Aplysia nach MANFREDI.
Chromodoris nach FILIPPO RHO.
Limax nach MARK.
Arion nach PLATNER.
Limnaeus nach RABL, BÜTSCHLI und WOLFSOHN.
Pterotrachea nach FOL und HERTWIG.
Phyllirhoë nach HERTWIG.
Berghia coerulescens nach TRINCHESE.
Succinea pfeifferi nach BÜTSCHLI.

3. Pteropoden.
Cymbulia peronii nach HERTWIG.
Cavolinia tridentata nach HERTWIG.

4. Cephalopoden.
Sepia officinalis nach VIALLETON [1]).
Loligo nach USSOW.
Argonauta nach USSOW.

5. Tunicaten.
Phallusia mammillata nach HENKING [2]).

---

1) In: Zool. Anzeiger, 1887, p. 384.

2) Nach gütiger mündlicher Mittheilung von Herrn Dr. HENKING bilden sich während und kurz nach dem Eindringen des Spermatozoons zwei primäre Richtungskörper. Ich habe an einem seiner Präparate das erste Richtungskörperchen bereits abgeschnürt gesehen, während die zweite

Ciona intestinalis nach HENKING [1]).
Salpa pinnata nach SALENSKY [2]) und TODARO [3]).
" *maxima* " " " "
" *mucronata* "
" *fusiformis* "

6. Bryozoen.
Pedicellina echinata nach HATSCHEK [4]).

V. Arthropoden.

1. Crustaceen.
Lepas anatina nach WEISMANN und ISCHIKAWA.
Peltogaster paguri " " "
Cetochilus septentrionalis nach GROBBEN.
Branchipus nach WEISMANN und ISCHIKAWA.
Estheria cycladoides " " "
Bythotrephes longimanus " "
Polyphemus oculus " " "
Daphnia pulex " " "
Daphnia longispina " " "
Moina rectirostris " " "
Moina paradoxa " " "
Asellus aquaticus nach LEICHMANN [5]).
Orchestia nach WEISMANN und ISCHIKAWA.
Mysis " " " "
Eupagurus prideauxii nach "

2. Insecten.
Musca vomitoria nach BLOCHMANN.
Blatta germanica " "
Aphis aceris " "

Richtungsspindel gerade darunter bereits gebildet war und die Spermazelle als ein strahlenförmiger Körper am entgegengesetzten Pol des Eies lag. W.

1) Bei frischen Eiern von *Ciona*, die sich im Stadium von zwei Furchungskugeln befanden, zeigte mir Herr Dr. HENKING zwei Richtungskörper, die nur primäre gewesen sein können. W.

2) In: Mittheil. d. zool. Stat. Neapel., Bd. 4, 1882.

3) Studj ulteriori sullo sviluppo delle Salpe, in: Atti Reale Accademia dei Lincei, (4.) vol. 1. Roma 1886.

4) Embryonalentwicklung und Knospung von Pedicellina echinata, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 29, p. 502.

5) In: Zool. Anzeiger, No. 262, 10. Oct. 1887.

Pyrrhocoris apterus nach HENKING[1]).
Donacia sericea „ „
Spathegaster tricolor (Cynipide) nach WEISMANN und ISCHIKAWA.

VI. Vertebraten.

1. Fische.
   Scyllium canicula nach KASTSCHENKO[2]).
   Scyllium catulus „ „
   Pristiurus melanostomus „
   Raja sp. „
   Petromyzon nach SCOTT und KUPFFER und BENEKE.
2. Amphibien.
   Rana fusca nach O. SCHULTZE.
   Siredon pisciformis „
3. Säuger.
   Fledermäuse nach E. VAN BENEDEN und JULIN.
   Kaninchen nach E. VAN BENEDEN und REIN.
   Meerschweinchen nach REIN und BELLONCI.
   Talpa europaea nach BELLONCI.

Wenn man diese Liste II mit derjenigen vergleicht, welche wir im Jahre 1887 veröffentlicht haben, so wird man manche, damals sehr bemerkliche Lücke ausgefüllt finden. Aus der grossen Klasse der Kruster war damals nur von einer Art die Eireifung des befruchtungsbedürftigen Eies bekannt, jetzt ist sie bei Vertretern von sieben Ordnungen untersucht. Auch die Zahl der Insecten hat sich vermehrt, so dass wir jetzt Vertreter von vier Ordnungen aufführen konnten, und bei den Fischen, von denen bisher nur *Petromyzon* untersucht war, ist die Eireifung jetzt noch für drei Arten von Haien und eine Art von Rochen bekannt geworden. Dass die Richtungskörper bei allen thierischen Eiern ohne Ausnahme vorkommen, ist damit freilich immer noch nicht erwiesen, denn in der Gruppe der Sauropsiden ist noch nichts von ihnen gesehen worden; freilich hat auch noch keine Unter-

1) Diese Beobachtungen an Insecten sind noch nicht veröffentlicht, sondern uns durch die Güte des Herrn Dr. HENKING brieflich mitgetheilt worden.

2) „Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos", in: Anat. Anzeiger, Jg. 3 (1888), No. 16.

suchung sich speciell auf diesen Punkt gerichtet, und bei den grossen, schwierig zu untersuchenden Eiern der Vögel und Reptilien ist ein mehr zufälliger Fund der Richtungskörper kaum zu erwarten.

Wenn aber auch vielleicht ein Zweifel an dem allgemeinen und ausnahmslosen Vorkommen von Richtungskörpern immer noch möglich scheint, so darf doch wohl das Zahlengesetz der Richtungskörper als endgültig erwiesen betrachtet werden für alle diejenigen Thiere, bei denen Richtungskörper überhaupt vorkommen, und wir werden in Bezug auf die Sauropsiden mindestens so viel mit Bestimmtheit voraussagen dürfen, dass, wenn überhaupt bei ihnen Richtungskörper gebildet werden, sie auch dort in der Zweizahl auftreten werden. Uebrigens ist es durch den von KASTSCHENKO erbrachten Nachweis der Richtungskörper bei den Plagiostomen wohl recht wahrscheinlich geworden, dass dieselben auch bei den in vieler Beziehung ähnlichen Eiern der Sauropsiden ebenfalls nicht fehlen werden. Der Nachweis wird in beiden Fällen dadurch erschwert, dass die Beschaffung der richtigen Entwicklungsstadien der Eier nur selten gelingt. Jedenfalls ist die Wahrscheinlichkeit, dass man die Richtungskörper bei den Sauropsiden bisher übersehen oder nicht gesehen hat, grösser als die, dass das sonst allgemeine Gesetz hier eine Ausnahme erleide.

Dass es sich aber bei der Bildung der Richtungskörper in der That um ein Gesetz handle, kann wohl nicht mehr bestritten werden. Allerdings können wir dasselbe nicht von innen heraus oder a priori construiren, sondern wir können nur vermuthen und zu errathen suchen, inwiefern sich ein Gesetz an die Zahl der Richtungskörper knüpfen muss, allein diesen Mangel theilt das Zahlengesetz mit allen andern Gesetzen auf dem Gebiete des Lebens, bei welchen allen wir die innern Nothwendigkeiten, welche der gesetzmässigen Erscheinung zu Grunde liegen, nicht nachweisen können; es ist immer nur die Regelmässigkeit, mit welcher die Erscheinung unter bestimmten Bedingungen eintritt, welche uns auf solche darunter verborgene Nothwendigkeiten hinweist. Wir vermuthen ein Gesetz, wo wir nur eine Regel beobachten können, und wir sind zu einer solchen Vermuthung berechtigt, da es unsinnig wäre, anzunehmen, dass auf biologischem Gebiete Gesetze nicht bestünden. In jedem einzelnen Falle dürfen wir den Schluss auf ein Gesetz mit um so grösserer Sicherheit thun, je vollständiger der Inductionsbeweis für die Regelmässigkeit der Erscheinung ist. Beim Zahlengesetz der Richtungskörper nun liegt keine Ausnahme vor von der Regel; bei allen bisher untersuchten parthenogenetischen Eiern wurde nur ein Richtungskörper gebildet, und bei allen

bisher untersuchten befruchtungsbedürftigen Eiern deren zwei. Wenn man aber trotzdem noch an die Möglichkeit denken wollte, dass die Ein- oder Zweizahl der Richtungskörper eine mehr nebensächliche, gewissermaassen zufällige Begleiterscheinung bei der Reifung der Eier bestimmter Arten oder bestimmter grösserer Thiergruppen sein könnte, so wird diese Vermuthung dadurch widerlegt, dass in derselben Thiergruppe Eier mit einem nnd Eier mit zwei Richtungskörpern vorkommen, dass aber ausnahmslos diese Verschiedenheit zusammenfällt mit der parthenogenetischen oder durch Befruchtung eingeleiteten Entwicklung des Eies. Der Zufall wird schliesslich dadurch vollständig ausgeschlossen, dass auch bei einer und derselben Art, wenn sie sich abwechselnd durch parthenogenetische und befruchtungsbedürftige Eier fortpflanzt, ausnahmslos bei ersteren nur ein, bei letzteren aber zwei Richtungskörper gebildet werden. Dieser Nachweis ist bis jetzt von uns an fünf Arten so geführt worden, dass jeder einzelne Fall in sich selbst, ohne Zuhülfenahme irgend welcher Analogie, beweiskräftig ist, nämlich an *Bythotrephes longimanus*, *Polyphemus oculus*, *Daphnia longispina*, *Moina rectirostris* und *Moina paradoxa*. Dazu kommen dann noch einige Fälle, in denen nicht dieselben, wenn auch verwandte Arten oder Gattungen einander gegenübergestellt werden können. Dahin gehört unsere Beobachtung an den Sexual-Eiern von *Daphnia pulex*, welche ihre Ergänzung in den parthenogenetischen Eiern von *Daphnia longispina* findet, und die Beobachtung an den parthenogenetischen Eiern von *Artemia salina*, welche durch diejenigen an den Sexual-Eiern von *Branchipus grubei* ergänzt wird. Dahin gehören auch die Beobachtungen von Blochmann an den parthenogenetischen Eiern zweier Aphiden-Arten, denen die befruchtungsbedürftigen Eier einer andern Aphiden-Art gegenüberstehen. Wenn auch in diesen letzten Fällen der Beweis der Einzahl des Richtungskörpers bei den parthenogenetischen Eiern nicht ganz unangreifbar erbracht werden konnte, des schwierigen Untersuchungsobjectes halber, so wird man doch billigerweise nach dem, was an den parthenogenetischen Eiern der Crustaceen von uns festgestellt wurde, nicht zweifeln dürfen, dass das bei den Aphiden allein beobachtete eine Richtungskörperchen auch wirklich das einzige ist, welches dort vorkommt.

Das „Zahlengesetz der Richtungskörper" darf sonach wohl als ein durch die Erfahrung hinlänglich gestütztes biologisches Gesetz angesehen werden, und bei der Bedeutung, welche wir der Substanz heute zuschreiben müssen, deren Entfernung aus dem Ei durch die Richtungskörper-Abschnürung bewirkt wird, können

wir auch kaum umhin, dieses Gesetz für ein bedeutungsvolles zu halten.

Der Eine von uns hat bereits früher gezeigt, in welcher Weise sich die einmalige oder zweimalige Halbirung der Kernsubstanz des Eies deuten und in Beziehung setzen lässt zu der im ersten Fall eintretenden Fähigkeit parthenogenetischer Entwicklung, sowie zu dem im zweiten Fall resultirenden Unvermögen, ohne Hinzutreten eines Spermakerns in die Embryogenese einzutreten. Derselbe nahm an, es handle sich bei der ersten Halbirung um die Trennung zweier der Qualität nach verschiedener Idioplasmen, von welchen das im ersten Richtungskörper ausgestossene kein Keimplasma mehr sei, sondern ein aus Keimplasma zwar hervorgegangenes, aber bereits histogenetisch specialisirtes Idioplasma. Es wurde als ovogenes Plasma bezeichnet und damit die Vorstellung angedeutet, dass es der specifischen histologischen Ausprägung der wachsenden Eizelle vorzustehen, dieselbe gewissermassen zu leiten habe, während das Keimplasma selbst, von Anfang an noch neben ihm in der Eizelle vorhanden, später zur Trennung von ihm gelangt und nach Entfernung des ersten Richtungskörpers allein im Ei zurückbleibt. Die zweite Halbirung der Kernsubstanz des Eies hat nach dieser Auffassung eine ganz andere Bedeutung, welche indessen jetzt hier nicht würde erwähnt worden sein, wenn nicht in jüngster Zeit eine Beobachtung bekannt geworden wäre, welche sie zu widerlegen scheint.

Wir meinen die Beobachtung von Boveri, nach welcher nicht ganz selten eine abnorme Theilung der ersten Richtungsspindel im Ei von *Ascaris megalocephala* vorkommt[1]). Nach diesem Beobachter beharrt die erste Richtungsspindel dieser Eier zuweilen in einer falschen Lagerung (tangentialer), und dann theilt sich zwar die Kernsubstanz dennoch, es bildet sich aber kein erster Richtungskörper, vielmehr bleibt die Kernsubstanz beider Theilungshälften im Ei liegen. Wenn es nun dann zur Bildung der zweiten Richtungsspindel kommt, so nimmt daran wieder das gesammte Kernmaterial des Eies Theil und bildet eine Aequatorialplatte, durch deren Halbirung nur so viel Kernsubstanz aus dem Ei herausgeschafft wird, wie durch den ersten Theilungsprocess hätte herausgeschafft werden sollen. Nun soll — nach Boveri's Deutung — die im Ei zurückbleibende Kernsubstanz zum Theil gerade diejenige sein, welche eigentlich durch den ersten Richtungskörper hätte entfernt werden sollen, welche jetzt aber einen

1) Boveri, Zellenstudien, Heft 1, Jena 1887, p. 57 u. f., p. 74.

Theil des Eikerns bildet, die Copulation mit dem Samenkern eingeht und schliesslich als ein Theil des Furchungskerns functionirt. Verhielte sich dies wirklich so, so läge darin in der That eine Widerlegung der oben angeführten theoretischen Deutung, denn dann wäre bewiesen, dass die Kernsubstanz des ersten Richtungskörpers Keimplasma ist.

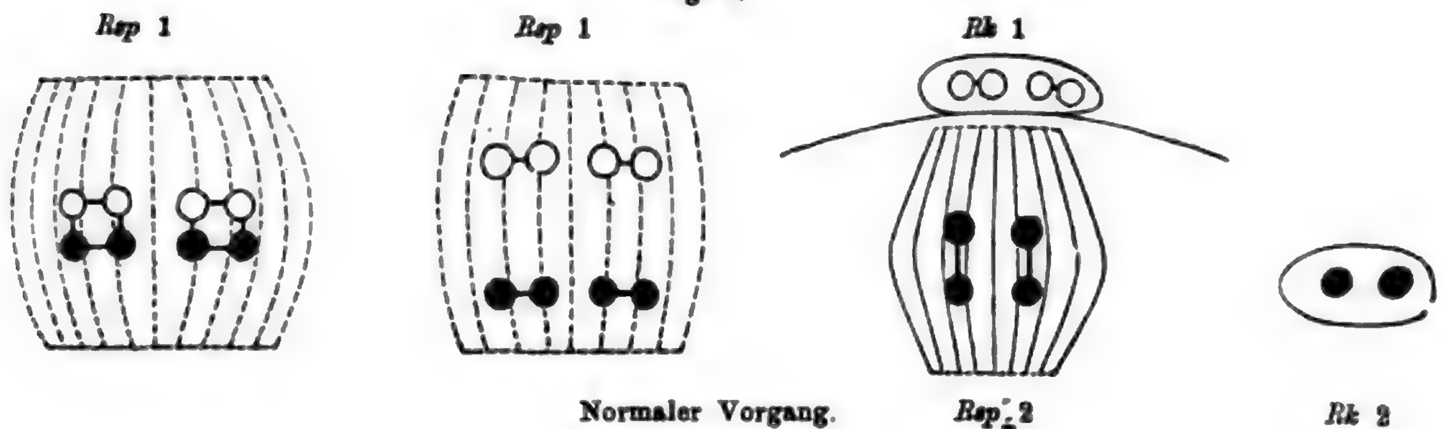
Wenn man aber diesen Fall genauer prüft, so zeigt es sich, dass dieser Schluss nicht auf festen Füssen steht, dass dabei nämlich eine Voraussetzung mit unterläuft, welche weder bewiesen ist, noch beweisbar, ja gegen welche sich schwerwiegende Gründe geltend machen lassen. Natürlich stellen wir uns in Bezug auf die Thatsachen hier ganz auf den Standpunkt Boveri's, welcher überzeugt ist, dass seine Untersuchungs-Methode natürliche, unverzerrte und nicht krankhaft veränderte Bilder geliefert hat, und nehmen seine Angaben auch da für vollkommen genau und richtig, wo sie mit denjenigen anderer Forscher nicht zusammenstimmen.

Nach Boveri enthält das in den Reifungsvorgang eintretende Ei in seinem Keimbläschen nicht 4, wie man bisher glaubte, sondern nur 2 Kern-Elemente, jedes derselben ist stäbchenförmig und der Länge nach zweifach gespalten, so dass es also einem Bündel von 4 Stäbchen entspricht. Von diesen 8 Viertel-Stäbchen werden mit dem ersten Richtungskörper 2 mal 2, mit dem zweiten noch 1 mal 2 aus dem Ei entfernt, so dass also zuletzt nur noch 2 Viertelstäbchen den Eikern bilden. Abnormerweise kommt es nun also vor, dass die 4 Viertelstäbchen, welche für den ersten Richtungskörper bestimmt waren, im Ei zurückgehalten werden; ihre Abspaltung findet zwar doch statt, aber, da die Kernspindel sich in abnormer Lage befindet, geschieht dies derart, dass beide Tochterkerne im Ei liegen bleiben, vereinigt noch immer durch das Netzwerk der Spindelfasern. Nun ordnet sich die Spindel um; was Aequator vorher war, wird zu den Polen, und alle 4 Chromatin-Doppelstäbchen ordnen sich zur Aequatorialplatte, bis dann zuletzt das nach aussen zu gelegene Stäbchen jedes Doppelstabs im Richtungskörper nach aussen befördert wird.

Wenn nun Boveri aus diesem Vorgang schliesst, dass die Kernsubstanz der zwei ursprünglichen Elemente sowie die ihrer Viertelstäbchen identisch sein müsse, so ist dieser Schluss nur dann richtig, wenn vorausgesetzt wird, dass die viertheiligen Stäbchen sich in normaler Lagerung zu den Spindelpolen befunden haben. Sollten sie gelegentlich auch einmal um 90° gedreht

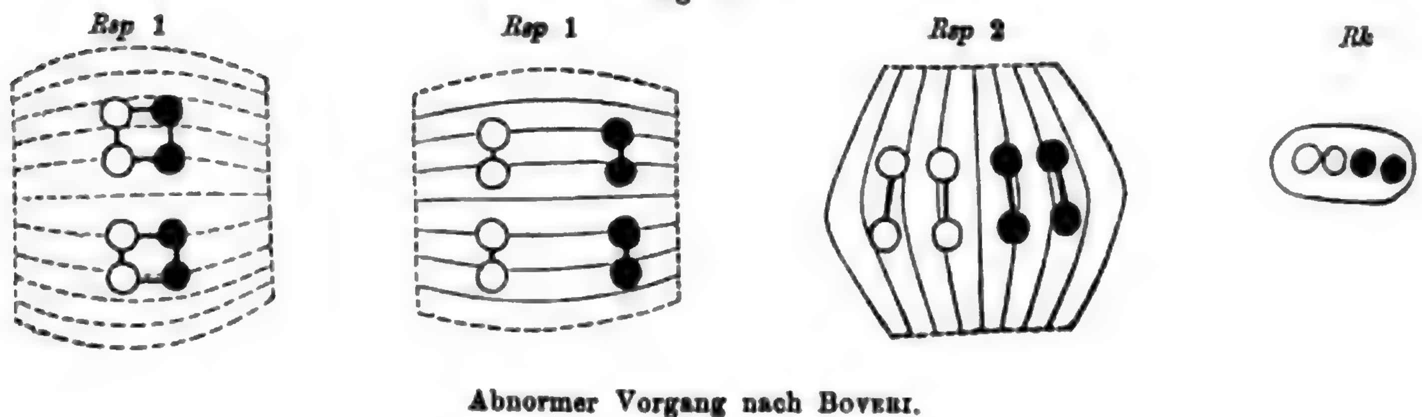
sich lagern können, so würde der Schluss hinfällig, und die Annahme, dass die Kernsubstanz des ersten Richtungskörpers kein Keimplasma sei, sondern ovogenes Idioplasma, könnte unbeanstandet bleiben. Die unten stehenden Abbildungen I—III werden dies veranschaulichen. Die Stäbchen sind hier in der Verkürzung gesehen als Kreise gezeichnet, d. h. also im optischen Querschnitt, wie sie auch BOVERI häufig darstellt, die erste Reihe giebt den normalen Hergang der Richtungskörper-Bildung, die zweite den abnormen Verlauf derselben unter Voraussetzung normaler Lagerung der Chromatin-Elemente, die dritte

Fig. I.



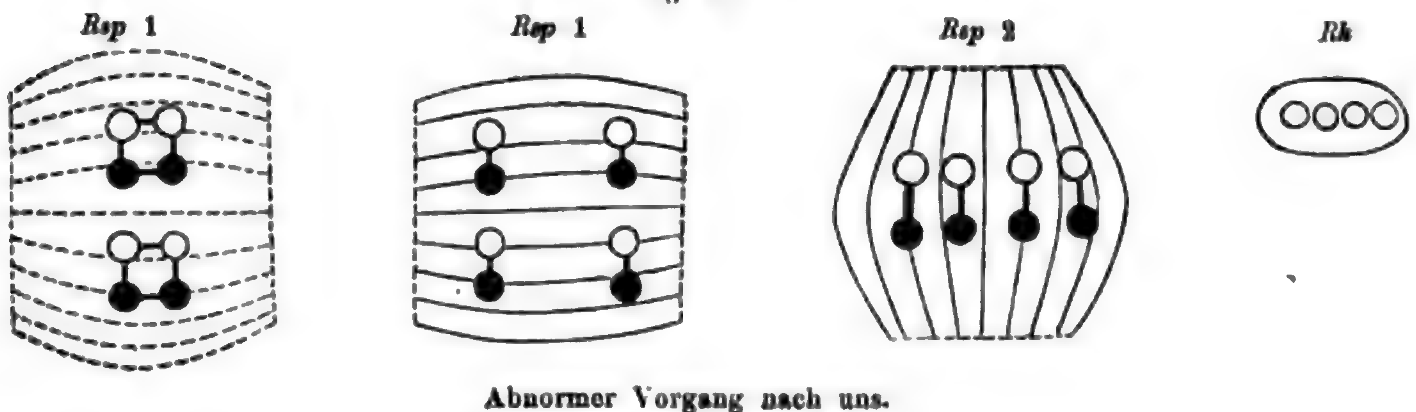
Normaler Vorgang.

Fig. II.



Abnormer Vorgang nach BOVERI.

Fig. III.



Abnormer Vorgang nach uns.

denselben abnormen Verlauf unter Voraussetzung abnormer Lagerung der Chromatin-Stäbchen. Ueberall ist durch Weiss und Schwarz die vorausgesetzte Verschiedenheit der einen Hälfte der Viertelstäbchen von der andern ausgedrückt; das Schwarz bedeutet Keimplasma, das Weiss ovogenes Plasma.

Man sieht, dass bei abnormer Lagerung nicht nur der Spindel, sondern auch der Chromatin-Vierstäbchen die einzelnen Viertelstäbchen sehr wohl so zu liegen kommen können, dass die 4 weissen, die normalerweise mit dem ersten Richtungskörper hätten entfernt werden sollen, jetzt mit dem zweiten entfernt werden.

Dies setzt allerdings voraus, dass die Lagerung der Chromatin-Elemente in der Spindel keine willkürliche, zufällige, sondern eine wohl regulirte ist. Man wird aber diese Annahme kaum zurückweisen wollen und können. Zunächst erscheint sie schon dadurch gerechtfertigt, dass die mitotische Kerntheilung offenbar ein Vorgang ist, bei dem Alles bis in die kleinsten Einzelheiten hinein geregelt ist; wie wäre es sonst zu begreifen, dass aus dem versprengten Chromatin-Material des sog. „ruhenden Kerns" sich immer wieder die nämlichen Stäbchen oder Schleifen in der nämlichen Zahl, in der rosettenförmigen Anordnung und in der bestimmten Beziehung zu der Spindelfigur zusammenfinden. Nun lässt es sich freilich durch directe Beobachtung nicht nachweisen, dass auch die Lagerung der beiden Spalthälften eines Elementes in Beziehung zu den Spindelpolen eine normirte ist, so wenig, als wir im Stande sind, das Material, aus dem die Stäbchen eines Kerns bestehen, als identisch oder als von verschiedener Qualität direct zu erkennen. Allein — wie STRASBURGER kürzlich sehr richtig gesagt hat — wir sind auch nicht im Stande, die Kernelemente verschiedener Arten „von einander dem Bau und der chemischen Zusammensetzung nach zu unterscheiden, während wir doch nothgedrungen eine stoffliche Verschiedenheit, ein verschiedenes Idioplasma in denselben annehmen müssen". Sie können also trotz ihres gleichen Aussehens dennoch verschieden sein und sie müssen es in vielen Fällen sein, das lässt sich geradzu erweisen, wie der Eine von uns [1]) schon vor längerer Zeit geltend gemacht hat. Wenn man einmal die „Kernsubstanz" als das bestimmende Idioplasma auffasst, dann kann kein Zweifel darüber sein, dass sehr häufig bei der Kerntheilung differente Idioplasmen sich von einander trennen, d. h.

---

1) WEISMANN, „Ueber die Zahl der Richtungskörper etc." Jena 1887, pag. 9.

dass in einem Kern eine Differenzirung der Kernsubstanz in zwei verschiedene Arten stattfindet und dass diese beiden Arten von Idioplasma sich in zwei Lager sammeln, um bei der Längsspaltung der Kernelemente sich zu trennen. Wenn z. B. eine der Furchungszellen von *Moina*, wie Grobben es darstellt, sich derart theilt, dass die eine Tochterzelle dem gesammten Entoderm den Ursprung giebt, die andere aber (die sog. Genitalzelle) den Keimzellen des neuen Organismus, so muss in diesen beiden Tochterzellen nach unserer Anschauung ein verschiedenes Idioplasma enthalten sein, und diese Differenzirung des Idioplasmas kann nicht durch äussere Einflüsse nachträglich zufällig erst hervorgerufen werden, sondern sie ist ein mit Nothwendigkeit aus der Zusammensetzung jener Furchungszelle resultirendes Entwicklungsphänomen. Man kann deshalb die Ansicht Strasburger's, dass die Theilungshälften der Chromatinfäden immer gleichartig sein müssten, gewiss nicht aufrecht halten. Erkennt man überhaupt einmal an, wie dieser hervorragende Botaniker neuerdings thut, dass die Ungleichheit der Theilungsproducte (der Tochterkerne) eine Folge ihrer fortschreitenden Entwicklung ist [1]), so giebt man damit die primäre Verschiedenheit der beiden Theilungshälften der Kernelemente zu. Denn wären sie bei ihrer Trennung identisch gewesen, so könnten nur verschiedenartige äussere Einflüsse sie später verschieden machen, solche Einflüsse fehlen aber bei der Embryonalentwicklung häufig ganz, die Theilungshälften müssen also von vornherein verschieden gewesen sein. Wenn in dem obigen Beispiel die eine Kernhälfte (der eine Tochterkern) sich im weiteren Verlauf der Entwicklung als Keimplasma ausweist, da die Keimzellen aus ihr entstehen, die andere aber als Entoderm-Idioplasma, da das Entoderm des Embryos aus ihr hervorgeht, so kann dies nicht auf äusseren Einwirkungen, sondern muss auf einer inneren Verschiedenheit der Kernsubstanz beruhen, die mindestens schon von dem Augenblick an vorhanden war, in dem die Spaltung der Kernfäden erfolgte.

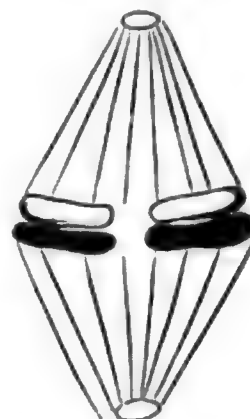
Wenn es nun aber unzweifelhaft ist, dass die Spaltung der Chromatinelemente häufig ungleiche Producte liefert, so liegt darin zugleich das weitere Zugeständniss, auf welches es uns hier vor allem ankommt, dass diese Elemente eine normirte, bestimmte Lagerung zu den Spindelpolen einnehmen. Denn offenbar

1) Strasburger, „Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche". Jena 1888.

kann es nicht gleichgültig sein, welche der beiden sich trennenden Hälften dem äussern und welche dem innern Pol zugewandt ist; die gleichartigen Hälften müssen vielmehr alle demselben Pol zugewandt sein, sonst könnten keine reinen, ungleichartigen Zellen mit verschiedener Entwicklungsanlage daraus hervorgehen. Lagerten sich z. B. die Spaltungsproducte der Stäbchen und der Aequatorialplatte so, wie im Holzschnitt IV A angedeutet, so würden daraus — trotz der ungleichen Theilung der Stäbchen — wieder gleiche Tochterkerne hervorgehen. Nur wenn sie sich so wie in IV B lagern, geht ein weisser und ein schwarzer Tochterkern daraus hervor.

Fig. IV A.

Fig. IV B.



Wenn nun gefragt wird, welche Kräfte die Differenzirung und richtige Lagerung des Idioplasmas sichern, so wird wenigstens so viel darauf geantwortet werden können, dass das Erstere, die Differenzirung, nur auf Kräften, die innerhalb des Idioplasmas selbst thätig sind, beruhen kann, dass aber auch das Zweite, die gleichsinnige Lagerung der Spalthälften in Beziehung zu den Polen, kaum auf ausserhalb gelegene Kräfte bezogen werden kann. Denn es ist kaum anzunehmen, dass die Spindelfasern die Tendenz haben, eine bestimmte Spalthälfte zu ergreifen und ihrem Pol zuzuführen. Vollends könnte dies dann nicht der Fall sein, wenn diese Fasern ein langmaschiges Netz darstellen, wie es nach Boveri's neuen Beobachtungen der Fall zu sein scheint. Vielmehr werden die Spindelfasern sich denjenigen Chromatin-Elementen anheften, welchen sie gerade begegnen, und es wird somit von der Lagerung dieser Elemente selbst abhängen, welche Lage ihre Spalthälften am Aequator einnehmen werden. Mag auch noch Anderes dabei mitspielen, etwa ein Einfluss der verschiedenen neben einander lagernden Chromatin-Elemente auf einander — immerhin wird es keine unwahrscheinliche Annahme sein, dass gelegentlich auch einmal eine abnorme Lagerung der Stäbchen vorkommen kann,

ja es wäre sehr wunderbar, wenn ein so complicirter Mechanismus nicht auch einmal fehlgehen sollte. Wissen wir doch durch Boveri, dass die Spindel selbst eine falsche Lage einnehmen kann, warum sollte nicht auch einmal die richtige Orientirung der Stäbchen gegen die Pole verfehlt werden? Sobald man aber diese Möglichkeit zugiebt, so ist damit die Erklärung für den oben besprochenen abnormen Entwicklungsgang gegeben, ohne dass man die Auffassung der Kernsubstanz des ersten Richtungskörpers als ovogenes, allgemeiner gesprochen als vom Keimplasma differentes Idioplasma aufzugeben braucht. Die Gründe aber, welche für eine solche Auffassung sprechen, sind wohl heute noch gerade so stark wie damals, als sie der Eine von uns zuerst geltend machte. Die erste Halbirung der Kernsubstanz des Eies lässt sich unmöglich bloss als Massenverminderung auffassen, da sie bei parthenogenetischen Eiern ebensogut erfolgt, wie bei befruchtungsbedürftigen, wo es sich doch nicht darum handeln kann, eine Ausgleichung der Masse zwischen dem Eikern und irgend einem anderen Kern zu bewirken. Wenn aber das im ersten Richtungskörper ausgestossene Idioplasma Keimplasma wäre, weshalb müsste es da zuerst entfernt werden, damit die Embryogenese beginnen könnte? Man sollte doch denken, dass ein grösserer Vorrath von Keimplasma, als er durchaus nothwendig zum Beginn der Furchung ist, für die nachfolgenden Stadien der Entwicklung nur vortheilhaft sein könnte, da ja bekanntlich die Kernsubstanz sehr erheblich an Masse zunimmt gerade während der Furchung. Man könnte auch fragen, warum denn im reifenden Ei doppelt so viel Keimplasma enthalten sein müsse wie im entwicklungsfähigen, oder warum die Embryogenese nicht schon lange vorher begonnen habe, als das Keimplasma zum ersten Mal die Masse erreichte, auf welche es später durch Halbirung zum zweiten Mal herabgesetzt wird. Allerdings liesse sich ja darauf allerlei Antwort ausdenken, aber es bleibt doch immer die entscheidende Erwägung übrig, dass das Idioplasma, welches die Embryogenese einleitet und den Character, d. h. die Entwicklungstendenzen der Furchungszellen und ihrer ferneren Abkömmlinge bestimmt, unmöglich identisch sein kann mit dem Idioplasma, welches das Wachsthum des Eierstockseies leitete und ihm seinen specifischen histologischen Stempel aufdrückte. Sobald man also in den Kernelementen die Vererbungs-Substanz erblickt, und das thun ja auch die Gegner unsrer Ansicht, so giebt es nur eine Alternative: entweder das ovogene Idioplasma besitzt die Fähigkeit, sich am Ende der Ovarial-Entwicklung des Eies wieder in Keimplasma, aus dem es ent-

stand, zurückzuverwandeln, oder es besitzt diese Fähigkeit nicht. Im ersteren Fall bleibt es unverständlich, warum es dann halbirt und zur Hälfte dem Untergang geweiht wird, im zweiten Fall begreift man, dass es entfernt werden muss, wenn das neben ihm im Eikern vorhandene Keimplasma zur alleinigen Geltung kommen soll.

Es braucht nun durchaus nicht angenommen zu werden, dass in allen Fällen, in welchen die Abschnürung und Entfernung des ersten Richtungskörpers unterbleibt, der Verlauf des Processes der hier als möglich angenommene sei. Es mag ganz wohl sein, dass zuweilen die Lagerung der Kernstäbchen eine solche ist, wie sie Boveri voraussetzt, und dass dann wirklich ein Theil des ovogenen Idioplasmas im Eikern zurückbleibt. Sollte dies vorkommen, dann würden wir erwarten, dass solche Eier sich später abnorm entwickeln würden, da anzunehmen ist, dass das ovogene Idioplasma störend in die Thätigkeit des Keimplasmas eingreifen müsste. War dagegen bei der Abschnürung des zweiten (und in diesem Falle einzigen) Richtungskörpers die Lagerung der Chromatinstäbchen zu den Spindelpolen die hier angenommene, dann bleibt ja nur Keimplasma im Eikern, wenn auch in doppelter Menge, und es lässt sich nicht absehen, warum die Entwicklung zum Embryo dann nicht in völlig normaler Weise verlaufen sollte, wie denn in der That Boveri angiebt, wenigstens die Furchung solcher Eier normal verlaufend beobachtet zu haben. Die Folgen der abnorm grossen Menge von Keimplasma mütterlicherseits werden sich, falls die hier vertretene Theorie richtig ist, in einem Ueberwiegen der mütterlichen gegenüber den väterlichen Vererbungstendenzen geltend machen, Folgen, die indessen bei einem Spulwurm dem menschlichen Auge wohl stets jenseits der Wahrnehmungsgrenze bleiben werden, ebenso wie die Zunahme der Ahnenplasmen über ihre Normalziffer hinaus.

Boveri theilt noch einige andere Abnormitäten in der Bildung der Richtungskörper mit, die aber ebensowenig wie der soeben besprochene Fall etwas gegen die Annahme einer Verschiedenheit der Kernsubstanz des ersten und des zweiten Richtungskörpers aussagen. Dahin gehört der Fall, in welchem eines der vier Viertelstäbchen des ersten Richtungskörpers im Ei zurückbleibt. Offenbar kann daraus nichts auf seine Qualität geschlossen werden, da der weitere Verlauf der Eireifung unbekannt bleibt, und man nicht einmal weiss, ob aus dem betreffenden Ei ein normales Thier sich entwickeln kann. Wie Boveri gewiss ganz richtig annimmt, handelt es sich in solchen Fällen um einen „Mangel der Theilungs-Mechanik“ und man wird

vermuthen dürfen, dass dieser um so eher schwere Folgen für die Embryonal-Entwicklung nach sich ziehen dürfte, je bedeutender er ist.

Es darf vielleicht bei dieser Gelegenheit darauf hingedeutet werden, dass wir in solchen und anderen Unvollkommenheiten der Kerntheilungs-Mechanik wohl eine der bedeutendsten Quellen der Missbilduugen zu sehen haben werden, dass sich hier ein Weg öffnet, der zur Erklärung und zum Verständniss der Entstehung vieler teratologischer Erscheinungen hinführt.

Allerdings nur dann, wenn man auf der hier vertheidigten Annahme fusst, dass die durch Spaltung sich trennenden Hälften der Chromatin-Elemente verschieden sein können. Wären sie stets identisch und würden erst im weiteren Verlauf der Entwicklung dadurch verschieden, dass sie verschiedenen äussern Einflüssen unterworfen würden, dann würde es gleichgültig sein, welche von ihnen nach diesem und welche nach dem entgegengesetzten Pol der Spindel hingezogen wird; können sie aber verschieden sein in Bezug auf die in ihnen enthaltenen Entwicklungs-Tendenzen, dann muss es von grösster Wichtigkeit sein, dass jede Hälfte nach dem richtigen, d. h. nach dem für sie im normalen Entwicklungsgang bestimmten Pol gelangt und nicht nach dem entgegengesetzten. Kann man nun kaum daran zweifeln, dass gelegentlich einmal die Spaltung der Kernelemente in verkehrtem Sinne erfolgt und somit die sich theilenden Zellen verkehrte Kerne erhalten, so muss darin offenbar die Quelle zu einer Missbildung gegeben sein, sobald die beiden Kerne wesentlich verschiedene Entwicklungstendenzen in sich enthalten. Wenn z. B. in dem oben schon angeführten Beispiel der Embryogenese von *Moina* die Trennung jener Zelle, aus welcher das Entoderm und die Geschlechtsdrüsen hervorgehen, so erfolgte, dass die Kerne verwechselt würden, so müsste mindestens eine Verlagerung der Geschlechtsdrüsen in Beziehung zum Mitteldarm die Folge davon sein. W. Richter hat in einem kürzlich veröffentlichten Aufsatz „Zur Vererbung erworbener Charaktere“ [1]) in interessanter Weise eine der häufigsten Missbildungen höherer Wirbelthiere, die Spina bifida, als die Folge einer abnormen „Verbindung des Mesoderms mit dem Ectoderm im Bereich der Medullarplatte“ gedeutet. Muskelzellen, Abkömmlinge des Mesoblasts, und Nerven-Elemente, Abkömmlinge des Ectoblasts, mischen sich in dieser Missbildung zuweilen in seltsamer Weise durcheinander, und Richter

1) In: Biolog. Centralblatt, No. 10, 15. Juli 1888.

bezieht dies auf eine Verlagerung der Entwicklungstendenzen des Ectoderms und des Mesoderms. Es scheint nicht undenkbar, dass die ersten Ursachen dieser Verlagerungen in verkehrten Kerntheilungen im obigen Sinne zu suchen sind, welche in früher Embryonalperiode stattgefunden haben; sollte aber auch gerade diese Missbildung einen andern Ursprung haben, so darf man doch erwarten, dass es der pathologischen Anatomie gelingen wird, andere Abnormitäten der Entwicklung auf diese Quelle zurückzuführen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXV.

Fig. 1. *Artemia salina.* Schnitt durch ein parthenogenetisches Eierstocksei, reif zur Ablage in den Uterus. Dicht unter der Eioberfläche das in Umwandlung zur Richtungsspindel begriffene Keimbläschen. Vergröss. Seib. I/V. Fig. 1 A. Dasselbe bei stärkerer Vergrösserung; man erkennt einen blassen, achromatischen Faden, der die dunkeln Chromatinkörner verbindet. Vergröss. Seib. I/VII = 900.

Fig. 2. *Artemia.* Frisch in den Uterus übergetretenes parthenogenetisches Ei. Nur die parallel zur Eioberfläche gestellte Richtungsspindel mit ihrer nächsten Umgebung ist gezeichnet; man erkennt die „Aequatorialplatte“ mit ihrem doppelten Kranz von Chromatinkörnern. Schnittpräparat. Vergröss. I/VII = 900.

Fig. 3. *Artemia.* Um ein wenig älteres parthenogenetisches Ei; die Richtungsspindel hat sich um 90° gedreht und steht jetzt vertical zur Eioberfläche; die Chromatinkörnchen der Aequatorialplatte sind etwas weiter auseinandergerückt. Schnittpräparat. Vergrösserung: Seib. I/VII = 900.

Fig. 4. *Artemia.* Ein noch etwas älteres parthenogenetisches Ei; Richtungskörper *Rk* und Eikern *Eik* sind sichtbar. Vergröss. I/V = 330.

Fig. 5. *Artemia.* Schnitt durch ein parthenogenetisches Ei im Stadium von 2 Furchungszellen. *Rk* der Richtungskörper, durch den Schnitt wahrscheinlich etwas verschoben, Dotterhaut *Dh* sehr dünn; *Fk* 1 und 2 die beiden Furchungskerne. Vergröss. Seib. I/V = 330.

Fig. 6. *Lepas anatina.* Ei aus dem Eierstock mit dem in Umwandlung zur ersten Richtungsspindel begriffenen Keimbläschen (*Rsp* 1). Frisch mit Sublimat-Alkohol getödtetes und gefärbtes Ei. Vergröss. Seib. I/V = 330.

Fig. 27. *Estheria cycladoides*. Schnitt durch ein vor drei Stunden in den Brutraum ausgetretenes Ei. *Rk* 1 und 2 die beiden primären Richtungskörper, darunter im Dotter die beiden Geschlechtskerne unmittelbar vor ihrer Copulation (*Eik* + *Spk*). Vergröss. SEIB. I/V = 330.

Fig. 27 A. Die Richtungskörper desselben Schnittes bei SEIB. I/VII.

Fig. 27 B. Die beiden Geschlechtskerne bei SEIB. I/VII.

Tafel XXVIII.

Die drei Figuren stellen Schnitte aus befruchtungsbedürftigen Eiern von *Spathegaster tricolor* dar, gezeichnet bei SEIB. I/VII.

Fig. 28. Ei kurze Zeit nach der Ablage getödtet. *Rk* 1 und 2 die beiden primären Richtungskörper, *Eik* der Eikern und *Spk* möglicherweise der Spermakern.

Fig. 29. Etwas später getödtetes Ei. *Cop* die beiden in Copulation befindlichen Geschlechtskerne, *Rk* 1 und 2 die Richtungskörper.

Fig. 30. Nach vollendeter Copulation der Kerne; *Fk* der Furchungskern.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 474

1.

7.

Rk 1

Fk 2

8.

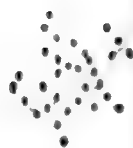
Rk 1

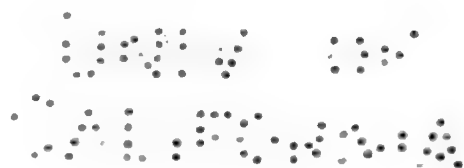
Rsp 1

12.

1. A

k





13. A

Rk 1 u. 2

6

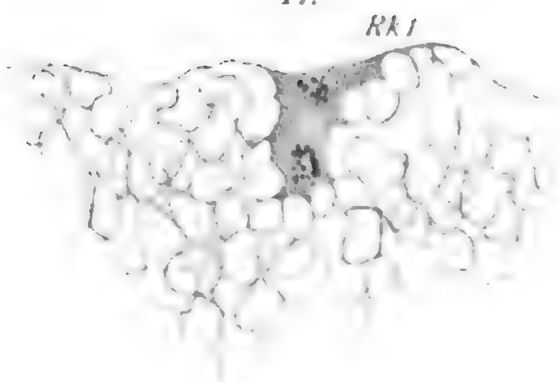
13.

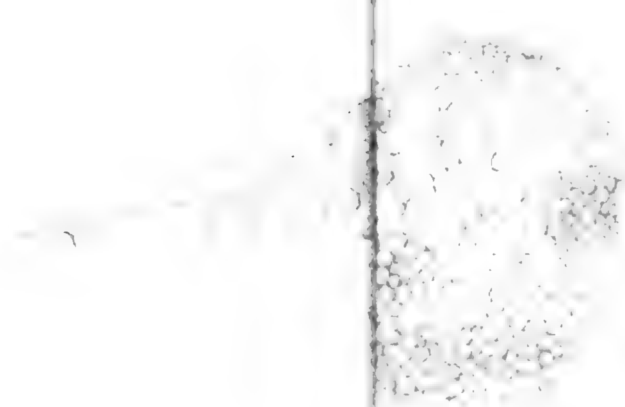
Rk 1 u. 2

K

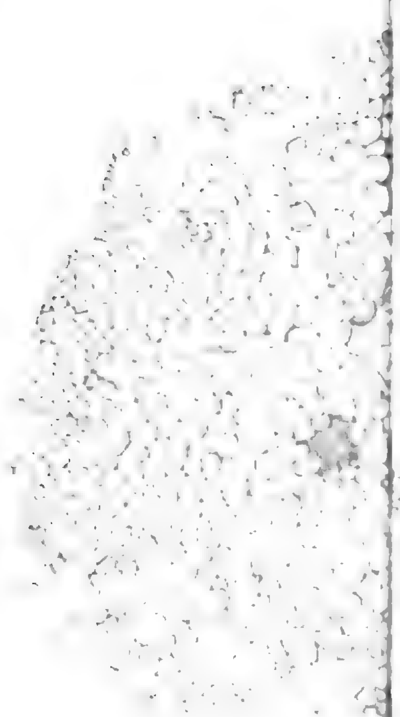
Dh

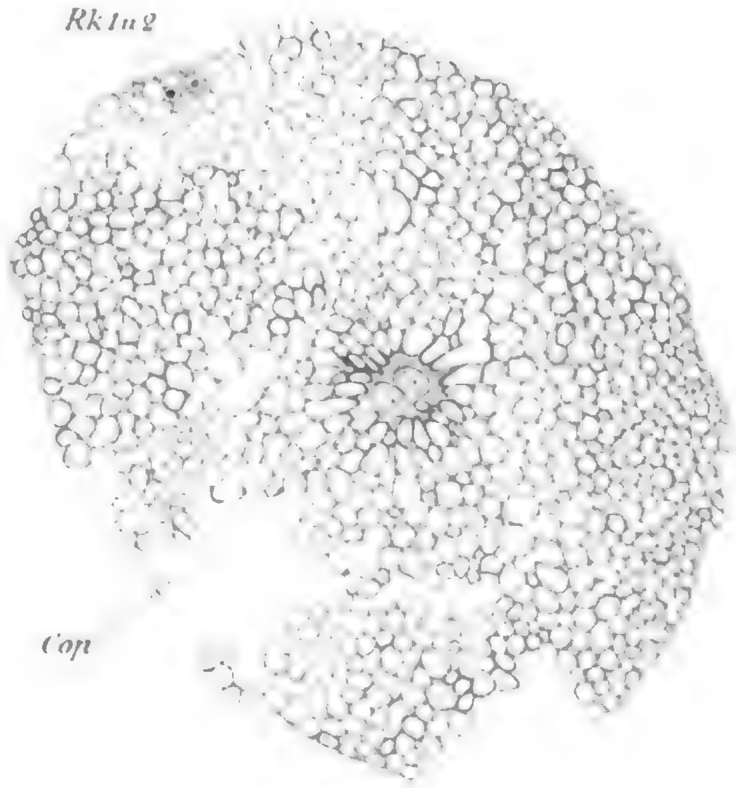
16.
Rsp 1

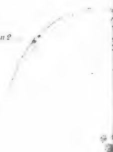

17.
Rk 1


19. C

21 B
Rk 1 u 2


20.


21.
Rk 1 u 2
Cop

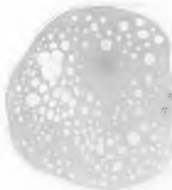


27 A

27 B

28.

29.



30.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Botanische Beweise für eine Vererbung erworbener Eigenschaften.

Von

August Weismann.

Sonderabdruck aus dem „Biologischen Centralblatt".

Band VIII. Nr. 3 u. 4, ausgegeben am 1. April 1888.

Erlangen.

Verlag von Eduard Besold.

Botanische Beweise für eine Vererbung erworbener Eigenschaften.

Von **August Weismann.**

Seitdem ich im Jahre 1883 in einer Rede über die Vererbung die Meinung ausgesprochen habe, dass erworbene Eigenschaften nicht vererbt werden können, dass keine Beweise für eine solche Art der Vererbung vorliegen und dass sie auch theoretisch unwahrscheinlich ist, dass wir daher versuchen müssen, die Umwandlung der Arten ohne Zuhilfenahme dieser Hypothese zu erklären, haben sich verschiedene Forscher über die Frage geäußert, manche in zustimmendem, andere in ablehnendem Sinne. Ich brauche nicht mehr von denen zu reden, die meine Ansicht bekämpften, ehe sie noch begriffen hatten, um was es sich dabei handelt und was mit den „erworbenen“ Eigenschaften eigentlich gemeint sei. Es ist inzwischen wohl ziemlich allgemein zum Verständnis gekommen, dass es sich dabei um ein tiefgreifendes Problem handelt, von dessen Beantwortung unsere Vorstellung von den Ursachen der Artbildung wesentlich mitbestimmt wird. Denn wenn erworbene Eigenschaften nicht vererbt werden können, so fällt damit der Lamarckismus vollständig zusammen, wir müssen das Erklärungsprinzip, welches für Lamarck das einzige war, welches von Darwin durch sein Selektionsprinzip zwar bedeutend in seiner Machtsphäre eingeschränkt, aber doch immer noch in

großem Umfang beibehalten wurde, vollständig fallen lassen. Grade die scheinbar so überaus mächtigen Faktoren der Umbildung: Gebrauch oder Nichtgebrauch eines Teils, Uebnng oder Vernachlässigung desselben können nun keinen direkt umgestaltenden Einfluss mehr auf die Art ausüben und ebenso wenig irgendwelche andere Einwirkungen, mögen sie auch, wie Nahrung, Licht, Feuchtigkeit und die Kombination verschiedener Einflüsse, welche wir als Klima zusammenfassen, sehr wohl im Stande sein, den Körper (Soma) des einzelnen Individuums zu verändern. Alle Veränderungen des Soma, welche beim einzelnen Individuum durch derartige äußere Einflüsse etwa veranlasst werden, können nun für eine Umgestaltung der Art nicht mehr herbeigezogen werden, und zwar deshalb, weil sie sich auf die Keimzellen, aus denen die folgende Generation hervorgeht, nicht übertragen können. Sobald also die Thatsachen uns zwingen — und wie mir scheint, thun sie dies — die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften zu verwerfen, so bleibt zur Erklärung der Artumwandlung nur noch ein Prinzip übrig: die direkte Keimesabänderung, mag man sich nun dieselbe wie immer zustande gekommen und wie immer zu zweckmäßigen Resultaten geleitet denken.

Sicherlich wird nun dadurch unsere Aufgabe, den Hergang dieser Umwandlungen zu begreifen, nicht erleichtert, vielmehr ganz erheblich erschwert, denn gar manche Erscheinungen lassen sich nun nicht mehr ohne weiteres verstehen, und wir sind gezwungen auf andere Erklärungen derselben zu sinnen. Allein schwerlich wird dies jemand für einen Grund gegen die Annahme dieser Ansicht halten wollen, da es uns doch wohl nicht auf größtmögliche Bequemlichkeit, sondern auf Richtigkeit unserer Erklärungen ankommt. Wir suchen die Wahrheit, und wenn wir erkennen, dass wir bisher auf falschem Wege einherzogen, so müssen wir umkehren und einen andern Weg suchen, mag er auch schwieriger sein.

Meine Ansicht beruht einerseits auf gewissen theoretischen Erwägungen, wie ich sie in frühern Schriften zu entwickeln versuchte[1]), und wie sie auch hier noch näher erwähnt werden sollen, anderseits aber auf dem Fehlen jedes thatsächlichen Beweises für die Vererbung erworbener Eigenschaften. Eine Widerlegung derselben könnte auf zweierlei Wegen erfolgen. Einmal dadurch, dass diese jetzt noch fehlenden Beweise beigebracht würden, anderseits aber auch dadurch, dass gezeigt würde, wie gewisse Klassen von Erscheinungen durchaus keine Möglichkeit der Erklärung zulassen ohne die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften. Man wird indessen zugeben, dass mit Beweisen der letztern Art recht vorsichtig umgegangen werden muss, da unsere Unfähigkeit, eine Erscheinung zu erklären, eine

1) Siehe: „Ueber die Vererbung", Jena 1883. — „Die Kontinuität des Keimplasmas", Jena 1885. — „Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung", Jena 1887.

nur augenblickliche sein kann, die mit dem Fortschreiten der Erkenntnis von selbst verschwindet. Wer hätte es vermocht, die Zweckmäßigkeiten im Bau der Tiere und Pflanzen zu erklären, ehe das Licht des Selektionsgedankens auf diese Erscheinungen gefallen war? Und hätte man aus diesem Grunde nun schon ein Recht gehabt, eine sonst unbekannte und gänzlich unerwiesene Kraft der Organismen anzunehmen, welche sie auf äußere Einflüsse stets mit zweckmäßigen Veränderungen antworten lässt?

Ich will mich übrigens durch diesen Hinweis keineswegs der Verpflichtung entziehen, meiner Ansicht entgegenstehende Erscheinungen, soweit ich es vermag, auf dieser Basis verständlich zu machen, dem Verständnis näher zu führen; ich habe vielmehr schon in meiner ersten Schrift über Vererbung damit begonnen. Damals suchte ich vor allem zu zeigen, wie sich die Thatsache, dass nicht mehr gebrauchte Organe rudimentär werden, auch ohne die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften sehr wohl erklären lasse, und ebenso die Entstehung der Instinkte, die man nach Darwin's Vorgang als vererbte Gewohnheiten gedeutet hatte, und die nun unerklärbar zu werden schienen, sobald die im Einzelleben angenommenen und eingeübten Gewohnheiten nicht vererbt werden sollten. Ich suchte zu zeigen, dass man die Instinkte durchweg auf Selektionsprozesse zu beziehen hat.

Noch andere Erscheinungen, die meiner Ansicht Schwierigkeiten zu bereiten schienen, wurden damals schon besprochen und derselben einzuordnen gesucht, und vielleicht ist es mir gelungen zu zeigen, dass auch für sie andere, ebenfalls zureichende und einfache Erklärungen gegeben werden können.

Gewiss aber lassen sich mir noch manche Erscheinungen entgegenhalten, für die ebenfalls eine neue Erklärung gefunden werden muss. So hat neuerdings Romanes nach dem Vorgang Herbert Spencer's die Erscheinungen der Korrelation für die Vererbung erworbener Eigenschaften ins Feld geführt. Ich hoffe aber in nicht allzu ferner Zeit auch auf diese Einwürfe eingehen und zeigen zu können, dass auch diese Stütze der alten Ansicht morsch ist und einer schärfern Kritik nicht Stand hält, dass sie nicht als indirekter Beweis für eine Hypothese gelten darf, für die ein direkter Beweis noch gänzlich aussteht. Ueberhaupt ist bei der ganzen Frage doch nicht zu vergessen, dass nicht auf meiner Seite eine Hypothese zu erweisen ist, sondern auf der der Gegner. Dass auch erworbene Eigenschaften vererbt werden, ist der Satz, den sie verteidigen und den sie zu erweisen hätten, denn dass er bisher als eine selbstverständliche Wahrheit von fast allen angenommen und nur von ganz wenigen wie His, du Bois-Reymond und Pflüger in Zweifel gezogen wurde, kann doch den Sachverhalt nicht umkehren und die Hypothese von der Vererbung erworbener Eigenschaften zur That-

sache erheben. Bis jetzt liegt noch nicht eine einzige Erfahrung vor, welche diese Annahme zu erweisen im stande wäre. Dieser Beweis müsste also erst erbracht, es müssten Erfahrungen aufgezeigt werden, die nur in diesem Sinne verstanden werden können. Wenn z. B. gezeigt würde, dass künstliche Verstümmelungen der Eltern sich spontan bei den Nachkommen wieder einstellen, und zwar in genügender Häufigkeit, um den Zufall auszuschließen, so wäre dieser Beweis als erbracht anzusehen. Eine Vererbung von Verstümmelungen ist nun zwar sehr oft behauptet worden, auch wieder in allerjüngster Zeit, aber keine der betreffenden Beobachtungen hält einer wissenschaftlichen Kritik Stand, und ich glaube mir ein näheres Eingehen darauf um so mehr ersparen zu dürfen, als Döderlein schon in sehr hübscher und zutreffender Weise die auf der letzten deutschen Naturforscher-Versammlung nicht ohne einigen Lärm vorgeführten schwanzlosen Katzen beleuchtet hat [1]).

Ich gelange zum eigentlichen Gegenstand dieses Aufsatzes: zu den botanischen Beweisen für eine Vererbung erworbener Abänderungen. Der Botaniker Detmer hat in jüngster Zeit gewisse Erscheinungen aus dem Gebiete der Pflanzen-Physiologie in diesem Sinne geltend gemacht, und wenn ich auch glaube, dass dieselben nicht mit Recht eine solche Verwertung finden dürfen, so scheint mir doch eine Besprechung derselben nicht ohne Wert, ja ich möchte glauben, dass grade diese und einige andere zu berührende Erscheinungen aus der Pflanzen-Physiologie recht geeignet sind, um die ganze, so vielfach verkannte und missverstandene Frage von einer neuen Seite her zu beleuchten. Ich würde das sicherlich lieber einem Botaniker überlassen haben, da ich aber nicht weiß, ob mir von dieser Seite Unterstützung zu teil werden wird, so muss ich es wohl selbst versuchen, und vielleicht liegt sogar ein Vorteil für die Klarlegung der Verhältnisse darin, dass ein den herkömmlichen botanischen Anschauungen ferner Stehender und auf einem andern Thatsachenkreis Heimischer die von der modernen Botanik gefundenen Thatsachen von allgemeinen Gesichtspunkten aus ins Auge fasst. Denn es handelt sich natürlich hier nicht um die Richtigkeit der Thatsachen, ja nicht einmal um die Richtigkeit ihrer Deutung, sondern um die Schlüsse, die daraus gezogen werden dürfen. Dazu aber, sollte ich denken, ist es nicht durchaus nötig Fachmann zu sein. Fragen von allgemeiner biologischer Bedeutung wie die von der Vererbung können nicht auf dem zoologischen oder dem botanischen Thatsachen-Gebiete allein gelöst werden; wir müssen gegenseitig übergreifen und zusehen, ob die Anschauungen, die wir wesentlich auf dem einen Gebiete gewonnen haben, sich auf das andere übertragen lassen, oder ob dort Erscheinungen vorkommen, die mit ihnen in Widerspruch stehen und zur Umkehr oder Abänderung zwingen.

1) Vergl. Biol. Centralbl., Bd. VII, Nr. 23.

Detmer beginnt mit der Vorführung von solchen Thatsachen, welche ihm zu erweisen scheinen, dass ziemlich bedeutende Veränderungen des Organismus direkt durch äußere Einflüsse bewirkt werden können; er ist der Ansicht, dass ich die Größe dieses Einflusses unterschätze, dass ich mir die Abänderungen, welche am einzelnen Individuum auf diesem Wege entstehen können, zu klein vorstelle. Nun ist es zwar offenbar für die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften ganz gleichgiltig, ob die durch äußere Einflüsse direkt hervorgerufenen Abänderungen des Soma größer oder kleiner sind, es kommt vielmehr nur darauf an, ob sie vererbt werden können oder nicht. Könnten sie das, dann würden auch die allerkleinsten Abänderungen sich im Laufe der Generationen durch Summation zu bedeutenden Umgestaltungen steigern können. Auf diese Weise hat sich ja Lamarck und auch Darwin die umwandelnde Wirkung äußerer Einflüsse vorgestellt. Interessant ist es nun, zu sehen, was Detmer für direkt bewirkte Abänderung erklärt; man empfindet dabei recht deutlich den Unterschied in den Anschauungen, der durch den verschiedenen Erfahrungskreis des Botanikers und des Zoologen bedingt wird. Um so mehr wird es erwünscht sein, sich darüber klar zu werden.

Zunächst wird der dorsoventrale Bau der Sprosse von *Thuja occidentalis* angeführt, der sich hauptsächlich darin kundgibt, dass die Oberseite dieser Sprosse pallisadenförmige grüne Zellen aufweist, während die dem Licht abgewandte Unterseite grüne Zellen von kürzerer („isodiametrischer“) Form besitzt. Werden nun „*Thuja*-Zweige vor ihrem Austreiben durch Festbinden“ derart umgedreht dass oben und unten miteinander vertauscht wird, so kehrt sich auch der anatomische Bau des Sprosses um; die Seite des Sprosses, welche eigentlich zur Unterseite bestimmt war, jetzt aber künstlich zur Oberseite gemacht wurde, nimmt nun auch den Bau der Oberseite an und entwickelt das charakteristische „Pallisadenparenchym“, und anderseits bildet sich die Unterseite, welche eigentlich zur Oberseite bestimmt war, nun zu dem charakteristischen „Schwammparenchym“ der Unterseite aus. Daraus zieht nun Detmer den Schluss, dass die „Dorsoventralität der *Thuja*-Sprosse Folge einer äußern Kraftwirkung ist“, und zwar dass „nach allem, was wir wissen, das Licht als ursächliches Moment angesehen werden muss“.

Dieser Schluss beruht nun wohl einfach auf einer Begriffsverwechslung. Dass das Licht in dem betreffenden Versuch der Anlass zu der Strukturumkehr ist, wird niemand bezweifeln, wohl aber, dass es die Ursache ist, welche dem *Thuja*-Spross die Fähigkeit verschafft hat, Pallisaden- und Schwammparenchym zu bilden. Wenn eine Erscheinung nur unter gewissen Bedingungen eintritt, so folgt daraus doch nicht, dass die Bedingungen auch die Ursache der Erscheinung sind. Die Brutwärme ist eine Bedingung, ohne welche sich aus dem

Ei ein Hühnchen nicht entwickeln kann, aber schwerlich wird jemand behaupten wollen, das Hühnerei habe seine Fähigkeit, zum Hühnchen zu werden, durch die Wärme erlangt. Offenbar hat es dieselbe vor allem infolge eines unendlich langen, phyletischen Entwicklungsganges erlangt, der schließlich zu einer solchen chemisch-physikalischen Struktur des Eies und der sie befruchtenden Samenzelle führte, dass bei ihrer Vereinigung ein Hühnchen daraus werden muss und weder eine Gans noch eine Ente — vorausgesetzt die Erfüllung gewisser Bedingungen, die man deshalb Entwicklungsbedingungen nennt und unter welche auch die Wärme gehört. So ist denn also kurz gesagt die physische „Natur“ des Eies die Ursache der Hühnchen-Entwicklung, und so wird auch die physische „Natur“ des *Thuja*-Sprosses die Ursache sein, warum derselbe die für seine Art charakteristischen Gewebe entwickelt, nicht aber das Licht. Letzteres spielt bei der Entfaltung des *Thuja*-Sprosses nur die Rolle, welche die Wärme bei der Entwicklung des Hühnchen-Eies spielt: es ist eine der Entwicklungsbedingungen.

Nun steht aber die Sache beim *Thuja*-Spross insofern anders, als hier zwei Entwicklungsmöglichkeiten vorliegen, nicht blos eine; die Oberseite des Sprosses kann die Struktur der Unterseite annehmen, die Unterseite die der Oberseite, und zwar hängt diese Strukturumkehr von der Art der Belichtung ab. Wenn aber auch die Strukturumkehr durch das Licht veranlasst wird, was berechtigt uns zu der Annahme, dass auch die Struktur selbst direkte Folge der Lichtwirkung sei? Ich wüsste wahrlich nicht, warum die physische Natur eines Pflanzenteils nicht so beschaffen sein könnte, dass je nach dem Eintritt dieser oder jener Entwicklungsbedingung auch diese oder jene Struktur zu stande käme, bei stärkerer Belichtung die Struktur der Oberseite, bei schwächerer die der Unterseite? Diese spezifische „Natur“ der *Thuja*-Knospe aber wird wie die des Hühnereies auf ihrer phyletischen Entwicklung beruhen, auf ihrer Vorgeschichte, wie dies bei allen Keimen und aller individuellen Entwicklung angenommen werden muss. Es kann also keine Rede davon sein, dass man den Umkehrversuch des *Thuja*-Sprosses als einen Fall von Abänderung durch direkten Einfluss äußerer Bedingungen auffassen dürfe, es ist vielmehr ein Fall von doppelter Anpassung, einer jener Fälle, in welchen die spezifische „Natur“ des Organismus oder eines Teils desselben, oder des Keims so eingerichtet ist, dass sie auf verschiedene Einwirkungen verschieden antwortet.

Uebrigens lässt sich ein ganz analoger Umkehrversuch an den Klettersprossen des Epheu machen, wie ich aus Sachs „Vorlesungen“ entnehme. Solche Sprosse treiben an der Lichtseite nur Blätter, an der Schattenseite nur Wurzeln, mit denen sie sich beim Klettern befestigen. Dreht man nun die Pflanze so um, dass die Wurzelseite belichtet, die Blätterseite beschattet wird, so bringt von nun an die

bisherige Wurzelseite Blätter und die bisherige Blätterseite des Sprosses Wurzeln hervor. Mit andern Worten: der Epheuspross antwortet auf Belichtung mit Blattbildung, auf Beschattung mit Wurzelbildung, grade so wie Lakmuspapier mit Säure rot, mit Alkalien aber blau sich färbt. Die physische Natur des Epheusprosses ist gegeben, sie wird ebenso wenig erst durch Belichtung gebildet, als die physische Natur des Lakmuspapiers durch Säure oder Alkali gebildet wurde, aber sie reagiert anders auf Belichtung, als auf Beschattung.

Was würde man dazu sagen, wenn man den Farbenwechsel des Laubfrosches als Beweis für die Größe der durch äußere Einflüsse direkt bewirkten Abänderungen des Soma anführen wollte? Das Tier ist hellgrün, so lange es auf grünen Blättern sitzt, wird aber braun bis schwarz, wenn es in düstere Umgebung versetzt wird. Hier liegt nun eine offenbare Anpassung vor, denn der Farbenwechsel des Frosches beruht auf einem verwickelten Reflex-Mechanismus. Die Veränderungen der Farbstoffzellen der Haut werden nicht durch die Bestrahlung der Haut mit verschiedenem Licht hervorgerufen, sondern durch die verschiedenartige Bestrahlung der Retina geblendete Frösche reagieren nicht mehr auf den Lichtwechsel der Umgebung. Hier kann also niemand auf den Gedanken kommen, die direkte Wirkung des grünen Lichtes der gewöhnlichen Umgebung habe die Haut des Frosches grün gefärbt, man wird vielmehr zugeben müssen, dass hier und in allen ähnlichen Fällen nur eine Erklärung möglich ist, diejenige durch Selektionsprozesse. Hier handelt es sich freilich nicht um verschiedene ontogenetische Entwicklung je nach dem Eintritt dieser oder jener äußern Bedingungen, sondern nur um verschiedene Reaktion des fertigen Organismus, aber auch Fälle der andern Art scheinen im Tierreich vorzukommen. Die sehr sorgfältigen und ausgedehnten Untersuchungen Poulton's über die Farben gewisser Raupen haben mit Bestimmtheit ergeben, dass die betreffenden Arten eine doppelte Entwicklungsmöglichkeit in sich tragen und dass die Entscheidung darüber, ob die eine oder die andere Möglichkeit zur Wirklichkeit wird, von den äußern Umständen gegeben wird. Poulton erzog gewisse Spanner-Raupen inmitten zahlreicher dunkler Zweige ihrer Nährpflanze und sah sie im Laufe ihrer Entwicklung dieselbe dunkle Rindenfarbe annehmen. Hielt er dieselbe Art von Raupen dagegen von Jugend auf zwischen hellen Blättern, so wurden die Tiere zwar nicht blattgrün, aber erheblich heller, mehr bräunlichgrün. Auch die Raupen des Abendpfauenauges (*Smerinthus ocellatus*) enthalten die Möglichkeit, verschiedene Nüancen von Grün anzunehmen und sich dem Grün der Pflanzenwelt, auf welcher sie grade leben, bis zu einem gewissen Grade anzunähern. Es kann nun gar keine Rede davon sein, die phyletische Entwicklung der grünen Farbe dieser und so vieler anderer Raupen etwa vom Sitzen auf grünen

Blättern abzuleiten in dem Sinn, dass die Bestrahlung der Haut mit grünem Licht die grüne Färbung derselben auf direktem Wege hervorgerufen hätte. Dies ist längst erwiesen, zum Teil schon durch Darwin, zum Teil auch durch frühere Untersuchungen von mir selbst. Wir haben auch hier keine andere Erklärung als die durch Selektion; die Farbe der Raupen hat sich im Laufe der Zeiten allmählich immer mehr und mehr der Farbe der Blätter und oft auch der Blattseite angepasst, auf welcher sie zu leben pflegen, nicht durch direkte Wirkung des Lichtes, sondern durch Auswahl der Bestgeschützten. Die oben erwähnten Fälle Poulton's beweisen nun, dass bei solchen Arten, welche auf verschiedenen und verschieden gefärbten Pflanzen vorkommen, das Anpassungsresultat ein komplizierteres war, indem jedes Individuum die Möglichkeit erlangt hat, eine hellere oder eine dunklere Färbung anzunehmen, so zwar dass die Entscheidung darüber das Licht gibt, welches die einzelne Raupe während ihres Heranwachsens trifft. Hier haben wir also genau den Fall des *Thuja*-Sprosses, dessen Zellen zu Pallisaden- oder zu Schwammparenchym sich ausbilden, je nachdem sie auf die Ober- oder die Unterseite des Sprosses zu liegen kommen.

Nach allem, was wir bis jetzt über die Entstehung des Geschlechts bei getrennt geschlechtlichen Tieren wissen, dürfen wir uns vorstellen, dass es sich hier um einen ähnlichen Fall handelt, d. h. um eine in jedem Keim vorhandene doppelte Anlage, die eine zur Männlichkeit, die andere zur Weiblichkeit, von welchen aber stets nur eine gleichzeitig zur Entwicklung kommt und wobei wesentlich äußere Umstände die Entscheidung geben, welche der beiden möglichen Entwicklungsbahnen thatsächlich eingeschlagen wird. Allerdings muss man hier den Begriff der äußern Umstände weit fassen und alles darunter verstehen, was nicht Keimplasma selbst ist. Ueberhaupt liegt dieser Fall noch keineswegs ganz im klaren, und ich erwähne ihn nur als ein Beispiel, welches — seine Richtigkeit einmal vorausgesetzt — meine Meinung über den Fall des *Thuja*-Sprosses weiterhin zu illustrieren geeignet ist.

Ganz ebenso wie mit dem *Thuja*-Spross verhält es sich mit den beiden andern Thatsachen, welche Detmer für die umwandelnde Macht äußerer Einflüsse anführt. Die *Tropaeolum*-Pflanzen, welche in feuchter Luft aufwachsend Blätter von andern anatomischen Eigenschaften hervorbringen, als solche, die in trockner Luft heranwachsen und die Verschiedenheiten im Bau der Blätter mancher Pflanzen, je nachdem sie in der Sonne oder im Schatten wachsen. Alle diese Verschiedenheiten beweisen nichts für die direkte Bewirkung struktureller Unterschiede durch äußere Einflüsse. Wie wollte man es erklären, dass die Blätter sich in allen diesen Fällen in höchst zweckmäßiger Weise verändern? Oder soll etwa angenommen werden, dass die Organismen von vornherein so eingerichtet sind,

dass sie veränderte Bedingungen mit zweckmäßigen Abänderungen beantworten müssen? Wer das heute noch behaupten wollte oder überhaupt nur noch daran als eine Möglichkeit dächte, der bewiese damit, dass er die Thatsachen nicht kennte und keinen Anspruch hätte, in Sachen des Transformismus gehört zu werden. Denn die erste Vorbedingung zu wissenschaftlicher Mitarbeit ist, dass man wisse, was über die betreffenden Fragen bereits gedacht und gesagt worden ist. Es ist aber schon oft gezeigt worden, dass ganze Klassen von zweckmäßigen Einrichtungen, Tausende und aber Tausende von Einzelerscheinungen unmöglich von direkter Einwirkung der äußern Einflüsse herrühren können. Wenn Raupen, die bei Tage sich in die Ritzen der Rinde verstecken, rindenfarbig sind, andere, die auf den Blättern sitzen, grün, so kann das nicht auf direkter Wirkung der Rinde oder der Blätter beruhen, und noch weniger alle die Einzelheiten der Zeichnung und Färbung, wodurch die betreffenden Tiere ihrer Umgebung noch ähnlicher gemacht sind. Wenn bei Nachtschmetterlingen die Oberseite grau ist, wie die Mauer, auf der sie bei Tage schlafen, bei Tagschmetterlingen aber die Unterseite der in der Ruhe aufgeklappten Flügel diese Schutzfärbung zeigt, so kann das auch nicht auf dem direkten Einfluss der Mauer beruhen, sondern muss — wenn es überhaupt auf natürlichem Weg entstanden ist — auf indirektem Wege durch die Mauer hervorgerufen worden sein u. s. w. Man sollte doch nicht gezwungen sein, immer wieder auf dieses ABC unseres Wissens und Denkens über Transmutations-Ursachen zurückzugreifen!

Wer sich aber dies gegenwärtig hält und sich bewusst ist, dass eine ungezählte Schar von zweckmäßigen Einrichtungen der Organismen unmöglich auf direkter Wirkung äußerer Einflüsse beruhen kann, der wird recht vorsichtig werden, wenn er etwa in einem einzelnen Fall geneigt sein möchte, eine zweckmäßige Einrichtung als direkte Folge äußerer Einwirkung zu betrachten. Hätte Detmer diese Vorsicht walten lassen, so wäre er davor bewahrt geblieben, als Resumé der angeführten pflanzen-physiologischen Experimente den Satz hinzuschreiben: „Es ist, wie wir gesehen haben, in gewissen Fällen möglich, den anatomischen Bau bestimmter Pflanzenorgane auf experimentellem Wege zu modifizieren. Hier tritt dann die Relation zwischen jenem und den äußern Einflüssen unzweifelhaft klar hervor. Diese letztern wirken als Ursache. Die anatomische Gestaltung der Pflanzenglieder ist Folge dieser Ursache.“ Ein wenig mehr Logik hätte ihn auch davor bewahrt, denn seine Folgerung beruht einfach auf der oben schon bezeichneten Verwechslung der wirklichen Ursache einer Erscheinung mit einer der Bedingungen, unter welchen sie allein ins Leben treten kann. Ebenso gut könnte man die von der modernen Pflanzenphysiologie in so glänzender Weise untersuchten und festgestellten Erscheinungen des Geotro-

pismus, Hydrotropismus und Heliotropismus als direkte Wirkungen der Schwere, des Wassers und des Lichtes betrachten und ich weiß nicht, ob nicht manche Botaniker zu dieser Annahme mehr oder weniger hinneigen. Dennoch ist nichts leichter, als zu zeigen, dass dem nicht so sein kann. Unter Geotropismus versteht man bekanntlich die Eigenschaft der Teile einer Pflanze, in einem bestimmten Winkel zur Richtung der Schwerkraft zu wachsen; die Wurzel wächst z. B. in der Richtung gegen den Mittelpunkt der Erde, sie ist „positiv geotropisch“, der Spross dagegen wächst in entgegengesetzter Richtung, er ist „negativ geotropisch“. Nun ist aber die Geotropie keine Ureigenschaft der Pflanze, sie fehlt auch wirklich heute noch denjenigen Pflanzen, welche keine feste und bestimmte Lage einnehmen, wie vielen Algen; sie kann erst aufgetreten sein mit der Befestigung der Pflanze im Boden. Wollte man nun annehmen, die unausgesetzte, durch Generationen andauernde Einwirkung der Schwerkraft habe diese Eigenschaft in geotropischer Richtung zu wachsen bei der Wurzel direkt hervorgerufen, so wüsste ich nicht, wie man es erklären wollte, dass der grüne Spross der Pflanze, der doch unter derselben Einwirkung der Schwere steht, genau die entgegengesetzte Eigenschaft erhalten hat, nämlich die, grade in entgegengesetzter Richtung zu wachsen. Wurzel und Spross haben sich doch wohl erst mit der Fixierung der Pflanze im Boden von einander differenziert, und erst dabei die spezifischen Eigenschaften der Wurzel und des Sprosses angenommen. Wie hätten sie das vermocht, wenn für beide die Schwerkraft direkte Ursache ihres positiven oder negativen Geotropismus gewesen wäre? Und dazu kommt noch, dass nur die Hauptwurzel sich wirklich genau positiv geotropisch verhält, oder doch verhalten kann, die Nebenwurzeln stehen in bestimmtem Winkel schräg von der Hauptwurzel ab, wachsen also nicht in der Richtung auf den Erd-Mittelpunkt und ebenso steht es mit den Nebensprossen; auch sie wachsen nicht genau senkrecht nach oben, sondern schräg nach den Seiten hin. Auch ist der Winkel, den die Nebenwurzeln mit der Hauptwurzel machen und die Nebensprossen mit dem Hauptspross, bei verschiedenen Arten ganz verschieden. Wie sollen nun diese so ganz verschiedenen Reaktionsweisen der verschiedenen Pflanzenteile auf den Reiz der Schwerkraft auf direkter Wirkung dieser Kraft berufen? Offenbar doch haben wir es hier mit Anpassungen zu thun. Die Hauptwurzel hat nicht deshalb die Eigenschaft erhalten unter dem Reiz der Schwerkraft grade nach abwärts zu wachsen, weil diese Kraft Generation für Generation auf sie einwirkte, sondern weil diese Richtung der Wurzel die zweckmäßigste war für die Pflanze und weil infolge dessen ein Züchtungsprozess sich einleitete, der damit endete, dass die Wurzel die Eigenschaft erhielt, auf den Reiz der Schwerkraft durch ein in der Richtung dieser Kraft erfolgendes Wachsen zu antworten. Für den Hauptspross war die umge-

kehrte Reaktionsweise zweckmäßig, und so wurde diese durch Selektion festgestellt, für die Nebenwurzeln und Nebensprosse wieder eine andere u. s. w.

Jeder Pflanzenteil hat seine spezifische Reaktionsweise auf den Reiz der Schwerkraft erhalten, weil es so für die ganze Pflanze zweckmäßig war, weil die Lage ihrer einzelnen Teile zu einander und zum Boden so fixiert und geregelt werden konnte. Schließlich ist diese Reaktionsweise eine verschiedene bei verschiedenen Arten geworden, weil eben verschiedene Lebensbedingungen auch verschiedene Einrichtungen erfordern.

Ganz dasselbe lässt sich vom Heliotropismus zeigen. Die Eigenschaft der grünen Sprossaxen gegen das Licht hin zu wachsen, kann ebenfalls nicht eine Ureigenschaft der Pflanze, sondern muss sekundär entstanden sein. Wäre sie eine primäre, eine unentbehrliche Ureigenschaft der Pflanze, so könnte sie nicht in ihr Gegenteil verkehrt werden, die Wurzeln sind aber negativ heliotropisch, d. h. sie wachsen vom Lichte weg, ja es kommt auch vor, dass Sprossaxen negativ heliotropisch sind, und fragen wir, bei welcher Art von Sprossen dies vorkommt, so lautet die Antwort darauf: bei solchen, bei welchen es zweckmäßig ist. So sind die Klettersprossaxen des Epheus negativ heliotropisch, d. h. sie wachsen vom Licht weg, weil dadurch „die Fähigkeit derselben, sich dicht an eine senkrechte Wand oder an eine horizontale Fläche anzuschmiegen [1])“ bedingt wird. Aber nur die Sprossaxe selbst ist negativ heliotropisch, die Blätter, welche an ihr hervorwachsen, wenden sich dem Lichte zu und ebenso verhalten sich die nicht kletternden blütentragenden Sprosse. Wir haben es also auch hier mit Anpassungen, nicht mit den Resultaten direkter Einwirkung zu thun; das Licht ist nur der Reiz, der den Pflanzenteil zu der ihm eigentümlichen Reaktionsweise anregt, die Ursache aber, warum er grade so reagiert und nicht anders, liegt in seiner spezifischen Natur, und diese ist nicht durch das Licht gemacht worden, sondern wie wir glauben müssen durch Selektionsprozesse — falls wir nicht vorziehen, überhaupt keine Erklärung zweckmäßiger Organisationsverhältnisse zu versuchen.

Sachs bezeichnet als Anisotropie die Thatsache, „dass die verschiedenen Organe einer Pflanze unter der Einwirkung derselben Kräfte die mannigfaltigsten Wachstumsrichtungen annehmen“, und an einer andern Stelle nennt er die Anisotropie „eine der allgemeinsten Eigenschaften der pflanzlichen Organisation“ und fährt fort: „es wäre sogar ganz unmöglich, uns irgend eine Vorstellung davon zu machen, wie die Pflanzen aussehen würden und leben könnten, wenn ihre verschiedenen Organe nicht anisotrop wären und da ihre Anisotropie überhaupt nichts Anderes ist, als der Ausdruck ihrer verschiedenen Reizbarkeit für den Einfluss der Schwere, des Lichts“ u. s. w. „so

1) Vergl. Sachs „Vorlesungen“ S. 871.

leuchtet ein, dass es die verschiedene Reizbarkeit der Organe ist, aus welcher überhaupt die Gestaltung der Pflanzen entspringt".

Diese spezifische „Reizbarkeit" nun kann — wie gezeigt wurde, nicht durch direkte Wirkung der betreffenden äußern Einflüsse hervorgerufen worden sein, und für das Zustandekommen dieser „allgemeinsten Eigenschaft der pflanzlichen Organisation" bleibt nur die Erklärung durch Anpassung, d. h. durch Selektionsprozesse auf Grundlage der allgemeinen Variabilität übrig.

So einfach diese Schlussfolgerungen sind, so sind sie mir doch noch nirgends in den Schriften der Botaniker begegnet, und sie dürften vielleicht etwas dazu beitragen, die unbestimmte Meinung, als müssten die Eigenschaften der Pflanzen wesentlich auf direkte Wirkungen der äußern Einflüsse bezogen werden, zu erschüttern.

Jedenfalls ist diese Meinung, „nach welcher die aktive Gestalt der Pflanzen vielfach durch die allmähliche und beständige Einwirkung von Schwere und Licht hervorgerufen sei, durch die Erscheinungen der Anisotropie nicht zu erweisen und mit der bloßen Behauptung, es sei „im höchsten Grad wahrscheinlich, dass die äußern Einflüsse zur Entstehung erblicher individueller Merkmale Veranlassung geben" ist eben nur einer unbegründeten individuellen Meinung Ausdruck verliehen. Jedenfalls ist es sonderbar, eine solche Behauptung grade der Besprechung jener Fälle vom umgekehrten Thuja-Spross u. s. w. anzuschließen. Denn angenommen, es sei die dorsoventrale Struktur des Thuja-Sprosses wirklich — wie Detmer meint — eine direkte und primäre Folge der Lichtwirkung, so würde ja eben grade der Umkehrungsversuch zeigen, dass hier Nichts erblich geworden ist. Trotzdem seit Tausenden von Generationen immer wieder die Oberseite des Sprosses durch die Lichtwirkung sich zu Pallisaden-Parenchym ausbildete, wurde diese Struktur dennoch nicht erblich, sondern wird sofort wieder aufgegeben, sobald die Oberseite des wachsenden Sprosses künstlich zur Unterseite gemacht wird. Das scheint mir viel eher eine Widerlegung der Annahme, dass erworbene Eigenschaften erblich werden können, denn ein Beweis dafür zu sein!

Ich glaube hinlänglich gezeigt zu haben, dass der Vorwurf, den Detmer mir macht, nämlich „die Größe der Veränderung zu unterschätzen, welche ein Organismus durch die Einwirkung äußerer Verhältnisse erfahren kann, ihm selbst im umgekehrten Sinne mit mehr Recht zurückgegeben werden kann. Wenn man jedes Struktur-Verhältnis einer Pflanze, welches nur unter bestimmten äußern Bedingungen eintritt, sonst aber ausbleibt, ohne weiteres als in phyletischem Sinne verursacht durch diese notwendigen Bedingungen seines Eintretens ansehen will, dann hat man freilich leichtes Spiel mit der Erklärung der Art-Umwandlungen, allein man fußt dabei auf losem Sand, denn die Grundlage fehlt: der Nachweis, dass erworbene Eigenschaften auch vererbt werden können!

Als zweite Instanz gegen meine Ansichten führt Detmer die sogenannten „Korrelations-Erscheinungen“ bei Pflanzen ins Feld. Er glaubt damit anschaulich machen zu können, wie es etwa als möglich gedacht werden könne, dass erworbene Abänderungen des Pflanzenkörpers (Soma) auch auf „die Sexualzellen“ einwirken. Wenn man junge Fichten ihres Gipfels beraubt, so erhebt sich einer der Seitensproße des nächsten Quirls und wird zum Gipfeltrieb und nimmt nicht nur den orthotropen Wuchs eines solchen, sondern auch die Form seiner Verzweigung an. Die Erscheinung selbst ist wohl bekannt und auch ich habe sie oft genug in meinem Garten beobachtet, ohne grade botanische Versuche zu machen. Denn die Natur selbst stellt dieses Experiment nicht selten dadurch an, dass der Gipfeltrieb durch Insektenfraß, z. B. durch *Chermes*-Gallen zerstört wird. Die Abänderung des Seitensprosses zum Gipfeltrieb tritt also hier infolge des Verlustes des eigentlichen Gipfeltriebs ein, steht also in der That in Abhängigkeit von ihr. Es ist nur schwer zu verstehen, was diese und tausend ähnliche Erscheinungen für die Vererbung erworbener Eigenschaften beweisen sollen. Dass Korrelationen unter den Teilen eines Organismus bestehen, dass korrelative Abänderungen nicht nur häufig, sondern beinahe immer irgend eine primäre Abänderung begleiten, weiß man seit Darwin ganz wohl, und es ist dies, so viel mir bekannt, noch von niemand bezweifelt worden. Auch eine Beeinflussung der Fortpflanzungs-Organe auf dem Wege der Korrelation wird niemand als unmöglich hinstellen wollen, aber von hier bis zu einer derartigen Veränderung der Keimzellen, wie sie die Vererbung erworbener Eigenschaften mit sich brächte, ist noch ein weiter Weg. Denn dazu gehörte, dass das Keimplasma oder wie man sonst die Substanz nennen will, welche der Träger der Entwicklungstendenzen ist — eine der durch äußere Einflüsse erlittenen korrespondierende Umwandlung erführe, d. h. eine Umwandlung, welche es mit sich brächte, dass der aus der Keimzelle später sich entwickelnde Organismus dieselbe Abänderung spontan an sich trüge, welche sein Elter durch äußern Einfluss erworben hatte. Da nun das Keimplasma oder die Vererbungssubstanz nach allgemeiner heutiger Vorstellung nicht ein Organismus ist, im Sinne eines mikroskopischen Urbilds, das sich nachher nur zu vergrößern hätte, um als fertiger Organismus dazustehen, da wir sogar bestimmt wissen, dass dem nicht so ist, so müssen also die gesamten Entwicklungstendenzen des Keims in der spezifischen Molekularstruktur, vielleicht auch in chemischen Eigentümlichkeiten jenes Keimplasma gegeben sein. Daraus folgt aber, dass die für die Vererbung einer erworbenen Eigenschaft zu fordernde Abänderung der Keimsubstanz, des Keimplasmas von ganz anderer Natur sein müsste, als die Abänderung des Pflanzenkörpers war, durch welche sie auf korrelativem Wege hervorgerufen worden sein müsste. Oder um ein Beispiel zu wählen: Gesetzt, es sei möglich,

dass irgend eine Pflanze durch Wechsel des Klimas die Gestalt ihrer bisher eiförmigen Blätter in eine gelappte änderte, so würde sich diese neue Erwerbung in das Keimplasma des Pollens und der Eichen nicht als irgend etwas Blättern oder Blattformen Aehnliches übertragen können, denn Blätter gibt es im Keimplasma nicht. Es würde vielmehr eine Veränderung in der Molekularstruktur vor sich gehen müssen, die keinerlei Aehnlichkeit mit den Aenderungen hatte, durch welche die direkte Abänderung der Blattform entstanden war. Wenn man sich diese Schwierigkeit klar macht, so wird man doch etwas Bedenken tragen, aus der Möglichkeit einer korrelativen Beeinflussung der Geschlechtszellen auf die Möglichkeit einer Vererbung erworbener Eigenschaften zu schließen. Warum soll denn nun die direkte Veränderung der Blattform — falls sie überhaupt einen verändernden Einfluss auf das Keimplasma der Keimzellen ausübt — grade die korrespondierende (in obigem Sinne) Abänderung der Molekularstruktur hervorrufen? warum nicht eine ganz andere von den tausenderlei möglichen Veränderungen? Denn da jeder Teil einer Pflanze in irgend einem Grade variabel ist, so müssen auch ebenso viele Veränderungen in der Struktur des Keimplasmas möglich sein. Wie also soll es denkbar sein, dass immer grade genau die korrespondierende Veränderung eintritt, die doch vorher noch niemals in der ganzen phyletischen Entwicklung der Organismenwelt dagewesen sein kann, da die in der neuen Weise abgeänderte Pflanze noch niemals vorher da war? Dies wäre etwa ebenso wahrscheinlich, als dass von 100 000 aus dem Fenster geworfenen Stecknadeln eine am Boden angekommen auf der Spitze balancierend stehen bliebe. Eine solche Annahme verdient wohl kaum noch die Bezeichnung einer wissenschaftlichen Hypothese. Und doch müsste sie von allen jenen gemacht werden, die eine Vererbung erworbener Eigenschaften annehmen, falls sie nicht zu der mindestens ebenso unwahrscheinlichen Hypothese der „Pangenesis“ greifen wollen, welche übrigens Darwin selbst gar nicht als ein reales, d. h. wirklich existierendes, sondern nur als ein rein formales Erklärungs-Prinzip aufgestellt hat.

Detmer irrt auch sehr, wenn er meint, ich verhielte mich deshalb ablehnend der theoretischen Zulässigkeit der Vererbung erworbener Eigenschaften gegenüber, weil ich meine „Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas zu einseitig in den Vordergrund stellte“. Diese Lehre ist entweder richtig, oder sie ist falsch, ein Mittleres gibt es nicht, und insofern stehe ich allerdings auf einem einseitigen Standpunkt. Allein dies scheint mir für die Frage, ob erworbene Eigenschaften dem Keim sich einprägen, also vererbt werden können, gar nicht entscheidend zu sein; denn gesetzt, es bestände keine Kontinuität des Keimplasmas von einer Generation zur andern, es müsste dasselbe also von jedem Individuum neu gebildet werden, so wäre

damit gewiss noch nicht selbstverständlich, dass dasselbe jede Abänderung, welche der betreffende Organismus im Laufe seines Lebens an irgend einem Punkt durch äußere Einwirkungen annimmt potentia in sich aufnehmen und also in sich enthalten müsste! Ich meine, das Problem, ob erworbene Eigenschaften vererbt werden können, bleibt bestehen, mag man die Kontinuität des Keimplasmas annehmen oder verwerfen.

Nr. 4.

Ich schreite zur Analyse der letzten Gruppe von Erscheinungen, welche Detmer zu gunsten einer Vererbung erworbener Eigenschaften vorbringt. Er legt mir zur Last, „die Thatsachen, welche über die merkwürdigen Nachwirkungserscheinungen bei Pflanzen bekannt sind, in keiner Weise bei der Untersuchung des Problems der Vererbung verwertet zu haben, obgleich diese Thatsachen von sehr großer Wichtigkeit erscheinen“. Diese „Nachwirkungen“ sind unter andern folgende.

Werden kräftige, im Freien gewachsene Exemplare der Sonnenblume dekapitiert und dann ins Dunkle gestellt, nachdem man die Stümpfe mit einem Steigrohr verbunden hat, so zeigt sich, dass der Saftausfluss, der jetzt aus dem Stammende stattfindet, nicht gleichmäßig erfolgt, sondern periodische Schwankungen einhält, nachmittags am stärksten, morgens früh am schwächsten ist. Die Ursache nun der täglichen Periodizität dieses Ausflusses liegt in dem periodischen Wechsel der Lichteinwirkung, denen die Pflanze ausgesetzt war, bevor sie zum Experiment verwendet wurde. Gänzlich im Dunkeln erwachsene Pflanzen zeigen zwar auch einen Saftausfluss, aber keine Periodizität desselben.

Ein zweiter Fall! „Es ist eine bekannte Thatsache, dass Dunkelheit beschleunigend auf das Wachstum der Pflanzen einwirkt, während Beleuchtung dasselbe verlangsamt“. Pflanzen wachsen also im

allgemeinen bei Nacht stärker, als bei Tag. Werden nun Pflanzen aus dem Freien „in konstante Finsternis“ gebracht, so verschwindet nicht sofort diese Periodizität des Wachstums, sondern hält „im Gegenteil oft noch lange Zeit hindurch als Nachwirkungserscheinung“ an.

Auch das Oeffnen und Schließen der Blätter von *Mimosa pudica* findet unter natürlichen Verhältnissen periodisch statt, und zwar derart, dass sie sich mit Eintreten der Dunkelheit schließen. Diese Periodizität hat ihren Grund in dem Wechsel der Lichteinwirkung. Bringt man nun solche Pflanzen in konstante Finsternis, so dauert das periodische Oeffnen und Schließen der Blätter noch mehrere Tage lang fort.

Alles dies ist nun gewiss sehr interessant, und beweist, dass periodisch eintretende Reize, die ein Pflanzen - Individuum treffen, periodisch ablaufende Prozesse in ihm hervorrufen, die nicht sofort wieder zum Stillstand kommen, wenn die Periodizität des Reizes aufhört, sondern sich erst langsam und allmählich in ein gleichmäßiges Tempo umwandeln. Man wird aber mit Recht fragen, was nun eigentlich diese Thatsachen mit der Vererbung erworbener Eigenschaften zu thun haben? Alle diese durch äußere Einwirkungen hervorgerufenen Eigentümlichkeiten sind auf das Individuum beschränkt geblieben, in dem sie hervorgerufen wurden, die meisten verschwinden sogar sehr rasch wieder, lange vor dem Tod des Individuums, in keinem einzigen Fall ist die betreffende Eigentümlichkeit zu einer ererbten geworden. Obgleich die Sonnenblumen schon seit Jahrtausenden in jeder Generation von neuem wieder dem täglichen Wechsel von Licht und Finsternis ausgesetzt waren, ist die Periodizität der Säfteströmung dennoch keine erbliche Eigenschaft der Art geworden, sie bleibt aus, wenn die Pflanze im Dunkeln erzogen wird, und bei *Mimosa pudica* kann man, wie Detmer selbst anführt, die Perioden des Schließens und Oeffnens der Blätter gradezu umkehren, wenn man sie, wie Pfeffer es that, längere Zeit hindurch bei Tage im Finstern hält, bei Nacht aber beleuchtet. Also auch hier liegt ein Beweis dafür vor, dafs Einflüsse, die Tausende von Generationen hindurch eingewirkt haben, keinerlei Eindruck im Keimplasma hinterlassen haben.

Detmer selbst gibt das auch zu, indem er sagt: „Freilich spielen sich die Nachwirkungen nur im individuellen Leben eines Organismus ab“, aber nichtsdestoweniger „hegt er seit vielen Jahren die Ueberzeugung, dass die Vererbungs- und Nachwirkungsphänomene nur graduell, nicht aber dem Wesen nach verschieden sind“. Ja er sagt gradezu, dass trotz der augenfälligen Nichtvererbung dieser Nachwirkungserscheinungen „die Wesensgleichheit der Nachwirkungs- und der Vererbungserscheinungen dem aufmerksamen Beobachter nicht entgehen kann“.

Mir will scheinen, dass es sich hier nicht um den Beobachter handelt, denn die Beobachtungen liegen ja vor, sondern um den Denker, und dass es kein richtiger Gedankengang ist, daraus, dass durch gewisse periodische Einwirkungen auf eine einzelne Pflanze periodische physiologische Prozesse entstehen, die beim Aufhören der veranlassenden Ursachen noch eine Zeit hindurch anhalten, auf eine Wesensgleichheit dieser Nachwirkungen mit der Vererbung zu schließen. Ebenso gut könnte man aus dem allmählichen Abschwingen eines Pendels, der durch den Finger angestoßen wurde, auf eine Wesensgleichheit dieser Nachwirkungen des Fingeranstoßes mit der Vererbung schließen. In der That ist auch allen diesen Erscheinungen eines gemeinsam: eine der Zeit nach zurückliegende, im Augenblicke der Erscheinung nicht mehr direkt erkennbare Ursache. Das ist aber auch die ganze Aehnlichkeit; im übrigen beruht diese geahnte „Wesensgleichheit“ auf einem recht unklaren, im schlechten Sinn naturphilosophischen Traumbild. Ja die Aehnlichkeit ist sogar noch beschränkter, indem die Nachwirkungserscheinungen grade wie die Pendelschwingungen mit dem Aufhören des Anstoßes allmählich ausklingen, während die Vererbungserscheinungen unausgesetzt fortdauern. Die physiologischen Nachwirkungen unterscheiden sich inbezug auf Vererbung in nichts von allen andern erworbenen Eigenschaften, die wir kennen und die wir als morphologische Abänderungen wahrnehmen: sie werden nicht vererbt. Dem gegenüber kann ein so vages Analogien-Spiel nicht in betracht kommen, welches daraus dass es Nachwirkungserscheinungen gibt schließen möchte, dass auch die Vererbung nur eine Nachwirkungs-Erscheinung der in den Aeltern vorgegangenen Prozesse ist; denn das ist offenbar des Pudels Kern.

Detmer überträgt zum Schluss seine aus den Nachwirkungs-Erscheinungen gewonnenen Vorstellungen auf bestimmte Erscheinungen im normalen Leben der Pflanzen, indem er einen Hinweis auf den periodischen Laubwechsel unserer Bäume und Sträucher folgen lässt, der nach seiner Meinung durch direkte Wirkung des Klimas hervorgerufen sein muss. „Werden mit Winterknospen besetzte Zweige im Herbst abgeschnitten, mit ihrer Basis in Wasser gestellt und ins Warmhaus gebracht, so entfalten sich die Knospen nicht alsbald, sondern es vergehen oft Monate, bis sie austreiben. Daraus geht hervor, dass die Jahresperiode der Gewächse heute keineswegs mehr — in unmittelbarer Abhängigkeit von äußern Verhältnissen steht. Diese letztern indizierten die Jahresperiode freilich einmal, aber allmählich wurde sie durch Nachwirkungen und Vererbung (!) mehr und mehr im Organismus fixiert und ist daher jetzt nicht mehr ohne weiteres zum Verschwinden zu bringen. Dies kann aber ganz allmählich und unter der Einwirkung veränderter klimatischer Verhältnisse geschehen. Einen Beweis liefert z. B. der Umstand, dass unsere Kirsche auf Ceylon zu einem immergrünen Baum geworden ist“.

So weit Detmer. Man wird mit ihm übereinstimmen darin, dass der periodische Laubwechsel durch den periodischen Wechsel von Sommer und Winter, wie er in gemäßigten Klimaten eintritt, hervorgerufen wurde. Dies ist unzweifelhaft, und ebenso unzweifelhaft ist es, dass hier eine erblich fixierte Eigenschaft vorliegt. Aber wo ist der Beweis, dass diese erbliche Eigenschaft durch direkte Einwirkung des Klimas, der Kälte im Winter, der Wärme im Sommer hervorgerufen worden ist? Welches Recht hat man, die erbliche Fixierung dieser Eigenschaft als „Nachwirkung" des die frühern Generationen direkt beeinflussenden Temperatur-Wechsels zu betrachten? Liegt er etwa darin, dass wie wir gesehen haben keine der als Nachwirkung wirklich konstatierten Erscheinungen erblich geworden ist?

Mir scheint, dass grade mit dem periodischen Laubwechsel unserer Bäume Einrichtungen verbunden sind, die bestimmt darauf hinweisen, dass Naturzüchtung mit im Spiele ist. Oder sollte sich Detmer vorstellen, dass die charakteristischen schützenden Hüllen, die braunen Schuppen der Winterknospen durch direkte Wirkung der Kälte entstanden sind? Wenn nun aber diese in ihrem anatomischen Bau eigenartigen Knospen auf indirekte und nicht auf direkte Wirkung des Klimas zu beziehen sind, sollte es da so sehr unwahrscheinlich sein, dass auch die physiologische Eigentümlichkeit dieser Knospen, mehrere Monate hindurch latent zu bleiben, sich gleichzeitig mit dem Bau durch Selektionsprozesse herausgebildet habe? Und nun wissen wir zugleich, warum diese Eigentümlichkeit erblich geworden ist; denn Selektion arbeitet mit Keimes-Variationen und diese übertragen sich von einer Generation auf die andere mit dem Keimplasma, dem sie angehören.

Aber Detmer sucht auch den umgekehrten Beweis zu führen, den nämlich, dass der erblich gewordene Laubwechsel wieder aufgegeben wird unter längerer „Einwirkung veränderter klimatischer Verhältnisse". Freilich ist sein ganzer Beweis der oben zitierte Satz von „unserer Kirsche, welche auf Ceylon zu einem immergrünen Baum geworden ist". Ich weiß nicht, woher diese Angabe stammt. Wenn wirklich unser Kirschbaum, aus Samen gezogen und durch Samen mehrere Generationen hindurch fortgepflanzt „allmählich", also nicht schon in der ersten Generation, immergrün wurde, d. h. seine Blätter im Herbst behielt und keine latent bleibenden Winterknospen mehr bildete, dann freilich wäre die Vererbung erworbener Eigenschaften kaum noch zu bezweifeln. Ich bin nun freilich kein Botaniker, aber soviel ich weiß, geht nur die wilde Kirsche aus Samen hervor, die essbare domestizierte Kirsche wird durch Pfropfreiser fortgepflanzt. Propfreiser aber sind Teile des *Soma* eines bereits vorhandenen Baumes, und bei Vermehrung durch Pfropfreiser hat man es nicht mit Generationen zu thun, die aufeinander folgen, sondern mit einem und demselben successive auf viele Wildstämme verteilten

Individuum. Dass aber ein und dasselbe Individuum im Lauf seines Lebens mehr und mehr durch direkte Wirkung äußerer Einwirkungen verändert werden kann, unterliegt keinem Zweifel. Zweifelhaft ist nur, dass solche Veränderungen durch die Keimzellen vererbt werden können. Sollten aber die Engländer in Ceylon, wie ich vermute, keine wilden Kirschen, sondern zahme, Kultursorten essen wollen, so haben die dortigen fruchttragenden Kirschbaumäste den Weg durch die Keimzellen und das Keimplasma gar nicht durchgemacht, und nichts steht dem im Wege, dass ihre anatomischen und physiologischen Eigenschaften mit der Zeit durch direkten Einfluss des Klimas sollten verändert werden können.

Der so leichthin geworfene Satz von der Ceylon-Kirsche dürfte deshalb wohl schwerlich als ein Beweis angenommen werden für eine so folgenschwere Annahme, wie die von der Vererbung erworbener Eigenschaften.

Während nun sämtliche von Detmer vorgebrachte Thatsachen nicht das beweisen, was sie beweisen sollten, hat ein anderer Botaniker, der durch seine langjährigen Versuche über Variation wohlbekannte Professor Hoffmann in Marburg, kürzlich andere Thatsachen aus botanischem Gebiet für eine Vererbung erworbener Eigenschaften geltend gemacht, welche zwar wohl beweisend sind für das, was er „erworben“ nennt, welche aber dennoch schwerlich etwas ändern werden an dem heutigen Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften.

In einer kurzen Notiz vom 1. Januar 1888 teilt der Verfasser in diesem Blatte[1]) mit, dass es mittels „dürftiger Ernährung“ gelinge, den Blütenbau zu ändern und dass diese Abänderungen nachweisbar mehr oder minder erblich seien.

Die ausführliche Darlegung der Versuche findet sich in mehrern Nummern der botanischen Zeitung (1887, S. 773), und dort ist das Endergebnis in folgender Weise formuliert. „Es geht aus diesen Versuchen mit Sicherheit hervor: 1) dass durch ungenügende Ernährung bedeutende morphologische Aenderungen (und zwar qualitative Variationen) erworben werden können, und zwar zunächst im Sexualapparat (der Blüte); 2) dass die vom Individuum „passant“ [Weismann][2]) erworbenen Eigenschaften vererbt werden können“.

1) Vergl. Biol. Centralbl., Bd. VII, Nr. 21.

2) Den Ausdruck „passante“ Eigenschaften habe ich als gleichbedeutend mit „erworbenen“ gebraucht, um damit auszudrücken, dass sie gewissermaßen nur vorübergehend auftreten und mit dem Individuum wieder verschwinden. Da die Eigenschaften, von welchen Hoffmann hier spricht, vererbt werden, so passt auf sie der Ausdruck nicht; es wird sich aber im Laufe dieser Auseinandersetzung ergeben, dass sie überhaupt keine „erworbenen“ im Sinne der Deszendenztheorie sind.

Die Erfahrungen, auf welche Hoffmann diese Sätze gründet, sind Versuche, welche mit verschiedenen Pflanzen angestellt wurden, um zu sehen, unter welcher Veränderung der Lebensbedingungen abnorme Blütenbildung, überhaupt Variationen am häufigsten auftreten, kurz in wie weit Variationen von Aenderung der Bedingungen hervorgerufen werden.

Die Absicht des Verfassers war offenbar nicht von vornherein auf die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften gerichtet, seine Versuche sind ja auch viel ältern Datums als diese Frage in ihrer heutigen Fassung und Bedeutung; es sind das vielmehr nachträglich in seine Untersuchungen hineingetragene Gesichtspunkte, woraus sich denn die nicht immer genügende Schärfe der Beweise, z. B. grade inbezug auf den Punkt der Vererbbarkeit der erzielten Abänderungen verstehen lässt. Grade darauf kommt indess hier wenig an, da ich die Richtigkeit dieser Annahme nicht in Frage zu stellen brauche.

Die bezüglichen Versuche selbst nun sind im wesentlichen die folgenden.

Verschiedene Pflanzen von normalem Blütenbau wurden eine Reihe von Generationen hindurch stark veränderten Lebensbedingungen ausgesetzt; sie wurden z. B. als sog. „Dichtsaat“ in kleinen Töpfen aufgezogen, wobei die Pflanzen sich natürlich gegenseitig in der Nahrung beschränken, also dürftig ernährt werden. Bei dieser Behandlung zeigte sich nun bei einigen Arten im Laufe der Generationen mehr oder weniger häufig eine Anzahl von atypischen, d. h. in diesem Fall gefüllten Blüten; nicht immer zwar, denn bei der Levkoje *Matthyola annua* und bei *Helianthemum polifolium* erschienen keine gefüllten Blüten. Bei andern Arten, wie z. B. bei *Nigella damascena, Papaver alpinum, Tagetes patula* erschienen sie, und häufig so, dass ihre Anzahl im Laufe der Generationen zunahm, wenn auch keineswegs konstant. So z. B. ergab Dichtsaat bei einer Reihe von 4 Generationen von *Nigella damascena*:

1883: keine gefüllte Blüten,
1884: keine gefüllte Blüten,
1885: 23 typische und 6 gefüllte Blüten, also das Verhältnis von 100:10.
1886: 10 typische und 1 gefüllte Blüte, also wie 100:10.

Nicht immer blieb eine gewisse Zahl der gefüllten Blüten dauernd erhalten, in manchen Fällen verschwanden sie vollständig wieder. So bei *Papaver albinum*, welches Hoffmann schon seit 1862 — soviel ich ersehe — in ununterbrochener Generationsfolge kultiviert und bei welchem sich schon 1882 „eine geringe Variabilität der Blattform, eine größere der Blütenfarben“ eingestellt hatte. „Die Füllung der Blüten schien durch dürftige Ernährung (Dichtsaat) begünstigt zu werden“. Von 1882—1886 wurden diese Versuche nun weiter fort-

gesetzt, und sie bestätigten das schon vorher gewonnene Resultat, ergaben aber folgendes Verhältnis der normalen zu den gefüllten Blüten:

Versuch XI:	1881	wie	100:40,
	1882	„	100:4,
	1883	„	100:5,3.
Versuch XVII:	1884	„	100:13,
	1885	„	100:0,
	1886	„	100:0.

Trotzdem nun in dieser und andern Generationsfolgen die gefüllten Blüten grade in den spätesten Generationen wieder verschwinden, so kann es doch wohl keinem Zweifel unterliegen, dass sie infolge der abnormen Ernährungsbedingungen aufgetreten sind. Daran ändert auch die Thatsache nichts, dass gefüllte Blüten auch bei Kulturen im freien Gartenland auftraten und nicht so sehr viel seltener. Bei Dichtsaat wurden 2879 typische Blüten auf 256 atypische, meist gefüllte gezählt, bei Freilandsaat 867 typische auf 62 atypische; im ersten Falle also das Verhältnis von 100:8,8, im zweiten das von 100: 7. Hoffmann will nun allerdings diese Rechnung nicht gelten lassen, da bei den Freilandsaaten „die Samen zum Teil von gefüllten Blüten stammten und starke Vererbung stattfindet“, allein diese Annahme einer starken Vererbung geht aus seinen Versuchen nicht hervor.

Sein Versuch XVIII mit *Papaver alpinum* lautet z. B. „Samen von gefüllten Blüten, von Versuch XI, 1883 lieferten bei Topfsaat Pflanzen, welche 1884—86 nur 53 einfache Blüten brachten, keine gefüllte“! also das Verhältnis von 100 : 0.

Der Gegenversuch XIX „Samen von einfachen Blüten verschiedener Plantagen lieferten bei Topfsaat Pflanzen, welche 1885 und 86 43 Blüten brachten, die bis auf eine sämtlich typisch“ waren. Dieselben Samen gaben im Freiland 166 einfache und 5 gefüllte Blüten! Allerdings findet man bei Hoffmann auch Versuche, in denen Samen von gefüllten Blüten wieder eine Anzahl gefüllte Blütchen lieferten, so z. B. Versuch XXI mit *Papaver alpinum*. Hier lieferten „Samen aus gefüllten Blumen, ins freie Land gesäet, zahlreiche Pflanzen, welche 1885 u. 1886 284 einfache Blüten brachten und 21 gefüllte, also 100 : 7“.

Man sieht, die Vererbung ist keineswegs über allen Zweifel erhaben nachgewiesen, denn wer könnte sagen, wie viele dieser im letzten Versuch erzielten gefüllten Blumen auf Vererbung beruhen, wie viele auf der Wirkung der veränderten Bedingungen? Ich selbst zweifle nun allerdings gar nicht daran, dass Vererbung hier mit im Spiele ist, ja ich könnte mir ohne diese Annahme die ganzen Erscheinungen gar nicht zurechtlegen. Damit ist aber keineswegs die Vererbung erworbener Eigenschaften zugegeben, denn die hier ein-

getretenen Veränderungen sind keine „erworbenen" in meinem Sinn und in dem Sinn der Deszendenztheorie überhaupt! Man kann sie ja so nennen, allein es kommt doch hier nicht auf einen schalen Wortstreit an, sondern auf die Entscheidung einer tiefgreifenden wissenschaftlichen Frage. Es handelt sich darum zu wissen, ob Veränderungen des Körpers (*Soma*, im Gegensatz zu den Keimzellen), welche durch direkte Wirkung äußerer Einflüsse, inklusive Gebrauch und Nichtgebrauch hervorgerufen worden sind vererbt werden können; ob sie die Keimzellen derart beeinflussen können, dass diese in der nächsten Generation die betreffende Abänderung spontan hervorbringen. Das ist die Frage, die hier zu beantworten ist und deren Beantwortung — wie oben gezeigt wurde — darüber entscheidet, ob das Lamarck'sche Umwandlungsprinzip beibehalten werden darf, oder aufgegeben werden muss.

Ich habe niemals bezweifelt, dass Abänderungen, welche auf einer Abänderung des Keimplasmas, also der Fortpflanzungszellen berufen, vererbt werden, vielmehr habe ich grade stets betont, dass sie und nur sie vererbt werden müssen. Wer das Gegenteil behauptet, der kennt meine Arbeiten nicht. Wie soll denn auch schließlich die Umwandlung der Arten zu stande kommen, wenn das Keimplasma nicht verändert werden und diese Veränderungen nicht auf die folgende Generation vererbt werden können? Und was Anderes soll denn das Keimplasma verändern, als äußere Einwirkungen im weitesten Sinne des Wortes? Es sei denn, man nehme mit Nägeli eine Veränderung aus innern Ursachen an, d. h. man stelle sich vor, dass die phyletische Entwicklung der Organismen-Welt in der Molekularstruktur des ersten und einfachen Organismus schon derart vorgezeichnet war, dass alle andern Formen im Laufe der Erdgeschichte daraus hervorgehen mussten, und auch dann daraus hervorgegangen sein würden, wenn keinerlei neue Lebensbedingungen aufgetreten wären. Das ist Nägeli's Ansicht, die ich seit Jahren bekämpft habe.

Wenn man nun Abänderungen des *Soma*, welche wie spontan auftretende Abnormitäten auf einer vorherigen Abänderung des Keimplasmas beruhen müssen, ebenfalls „erworbene" nennt, so hat man es freilich leicht, nachzuweisen, dass erworbene Eigenschaften vererbt werden, aber man bringt damit die Wissenschaft um keinen Schritt vorwärts[1]) sondern man stiftet nur Verwirrung. Niemand hat meines

1) Vergl. die Schrift von J. Orth „Ueber die Entstehung und Vererbung individueller Eigenschaften". Leipzig 1887. Der Verfasser erklärt seltsamerweise meinen Satz von der Nichtvererbung erworbener Eigenschaften für unrichtig, weil er selbst darauf beharrt, auch die aus spontaner Keimesänderung hervorgegangenen Abänderungen als „erworbene" zu bezeichnen, wenn auch als „indirekt" erworbene. Derselbe Autor macht mir den Vorwurf, „die beiden Arten von Erwerbung neuer Eigenschaften des Körpers nicht genügend und scharf genug auseinander gehalten" zu haben, resp. die letztere Art (d. h. die

Wissens jemals bezweifelt, dass spontan auftretende Abänderungen, wie sechste Finger und Zehen, graue Haarlocken inmitten braunen Haares, Muttermäler u. s. w. vererbt werden können. Allerdings ist es richtig, dass man auf sie in pathologischen Werken ebenfalls zuweilen den Ausdruck „erworben" angewandt hat. Aber schon His hat mit vollem Recht gemeint, man solle den Ausdruck in diesem „offenbar uneigentlichen" Sinn der Klarheit halber lieber vermeiden. Wenn man jede neu auftretende Eigenschaft als „erworbene" bezeichnen will, so verliert das Wort einfach seinen wissenschaftlichen Wert, der eben in dem eingeschränkten Gebrauch desselben liegt; es bedeutet dann nichts mehr, als das Wort neu. Neue Eigenschaften können aber auf verschiedene Weise entstehen, durch künstliche oder natürliche Züchtung, durch spontane Keimes-Variation, oder aber durch direkte Einwirkung äußerer Einflüsse (inklusive die Funktionierung) auf den Körper. Nimmt man die Vererbung der letztern an, so ist dafür „die Annahme verwickelter Beziehungen der Organe zum Keimstoff erforderlich" (His), während die beiden andern Arten der Veränderung der Theorie keinerlei Schwierigkeiten bereiten. Es besteht also offenbar in Beziehung auf Vererbung eine weite Kluft zwischen diesen beiden Gruppen von Abänderungen, ganz abgesehen davon, ob wir im Recht sind, die wir die Nichtvererbarkeit erworbener Abänderungen vertreten, oder jene, die sie aufrechthalten möchten. In jedem Falle ist es notwendig, bestimmte, nicht misszuverstehende Bezeichnungen zu haben. His schlug seiner Zeit vor[1]), die durch Züchtung entstandenen Abänderungen als „erzüchtete" zu bezeichnen, die spontan auftretenden als „eingesprengte" und diesen beiden würden dann also die „erworbenen" in unserem Sinn gegenüberstehen. Die Wissenschaft hat sich von jeher das Recht zugesprochen, aus dem Wortschatz der Sprache einzelne Ausdrücke herauszunehmen und sie in einem ganz spezifischen Sinn zu gebrauchen, und ich wüsste nicht, warum sie sich dieses Rechtes bei dem Ausdruck „erworben" begeben sollte. Uebrigens scheint doch

Abänderungen aus Variation des Keimes) einfach unberücksichtigt gelassen zu haben. Dabei zitiert er auf derselben Seite meinen Satz: „Jede Veränderung der Keimsubstanz selbst, mag sie entstanden sein, wie sie wolle, muss — eben durch die Kontinuität des Keimplasmas auf die folgende Generation übertragen und somit auch die Veränderungen des Soma, welche aus ihr hervorgehen, auf die folgende Generation vererbt werden". Aus diesem Satz „folgt" doch wohl nicht erst, wie Orth sich ausdrückt, „unweigerlich, dass indirekt erworbene Eigenschaften vererbt werden können", sondern das heißt er, falls man übereinkommt, spontane Abänderungen „indirekt erworbene" zu nennen! Wie man überhaupt die seit Virchow's Eingreifen in diese Fragen entstandene Begriffsverwirrung mir in die Schuhe schieben kann, ist mir unbegreiflich von jemand, der die Vorgänge auf der Straßburger Naturforscher-Versammlung vom Jahr 1885 kennt und zitiert.

1) His: „Unsere Körperform". Leipzig 1874. S. 58.

auch auf dem Gebiete der pathologischen Anatomie der Ausdruck nicht immer in dem vagen Sinn gebraucht worden zu sein, wie ihn Virchow und Orth jetzt geltend machen, da hervorragende Forscher auf diesem Gebiete wie Weigert und Ernst Ziegler ihn genau in demselben Sinne anwenden, in dem Darwin, du Bois-Reymond, Pflüger, His und so manche andere, unter ihnen auch ich selbst, ihn angewandt haben.

Es kommt darauf an, einen Ausdruck zu haben, der die beiden Hauptkategorien von Abänderungen scharf bezeichnet, nämlich die primären Abänderungen des Körpers und die sekundären, d. h. diejenigen, die die Folge einer Keimesvariation sind, mag diese entstanden sein, wie sie wolle. Nur die erstern haben wir bisher „erworbene" genannt, man könnte sie aber auch „somatogene" nennen, weil sie auf der Reaktion des Soma gegen äußere Einwirkungen beruhen, und könnte ihnen alle andern als „blastogene", d. h. aus Keimes-Abänderung hervorgangene Abänderungen des Körpers gegenüberstellen. Auf diese Weise würde jedes Missverstehen ausgeschlossen. Nur von den somatogenen Abänderungen wird behauptet, dass sie nicht vererbt werden können, oder vielmehr wird von denjenigen, welche ihre Vererbbarkeit behaupten, ein Beweis dafür gefordert. Zu ihnen gehören außer Verstümmelnngen noch alle solche Abänderungen, welche direkte Folge einer gesteigerten oder verminderten Funktionierung sind, sowie diejenigen, die direkte Folge veränderter Ernährung oder sonstiger äußerer Einflüsse auf den Körper sind. Zu den blastogenen Abänderungen aber sind nicht nur die durch Selektion auf Grundlage von Keimesabänderungen erfolgten zu rechnen, sondern alle Abänderungen, die Folge einer Keimplasma-Abänderung sein müssen.

Fragen wir nun, in welche der beiden Hauptkategorien die besprochenen Hoffmann'schen Fälle gehören, so scheint es mir nicht zweifelhaft zu sein, dass es sich bei ihnen allen nicht um solche Abänderungen handelt, welche in der Deszendenztheorie bisher als „erworbene" bezeichnet wurden, also nicht um „somatogene", sondern um „blastogene" Abänderungen. Nicht der Körper der Pflanze, das Soma, ist in Hoffmann's Versuchen direkt durch die äußern Einflüsse verändert worden, sondern das Keimplasma der Keimzellen, und dieses hat dann erst in den folgenden Generationen auch Abänderungen des Soma's hervorgerufen.

Der Beweis dafür ist aus den Hoffmann'schen Versuchen ohne Schwierigkeit herauszulesen. Er liegt vor allem darin, dass in keinem der zahlreichen Versuche die Abänderung schon in der ersten Generation auftrat. Samen von normal blühenden, wilden Pflanzen verschiedener Arten wurden in Gartenland, oder gar in Töpfen unter Dichtsaat zur Entwicklung gebracht, aber keine

von allen aus diesen wilden Samen erzielten Pflanzen trug eine einzige gefüllte Blume! Erst im Laufe mehrerer oft zahlreicher Generationen traten einzelne, oder zahlreichere gefüllte Blüten, zuweilen auch Abänderungen der Blätter oder der Blütenfarbe auf. Diese Thatsache lässt nur die eine Erklärung zu, dass die veränderten Bedingungen zunächst nur unsichtbare Veränderungen im Idioplasma der einzelnen Pflanze hervorriefen, die aber auf die folgende Generation übertragen wurden; dass in dieser letztern dieselben Abänderungsursachen noch weiter einwirkten und die unsichtbare Veränderung des Idioplasmas steigerten; dass auch diese gesteigerte Veränderung sich auf die folgende Generation übertrug, und dass so von Generation zu Generation sich das Idioplasma stärker veränderte, bis zuletzt die Veränderung groß genug war, um eine sichtbare Abänderung des Soma, z. B. eine gefüllte Blüte hervorzurufen. Da nun kein anderes Idioplasma von einer Generation auf die andere übergeht, als die erste ontogenetische Stufe desselben, d. h. das Keimplasma, so muss es also das Keimplasma gewesen sein, welches durch die veränderten Lebensbedingungen verändert wurde und zwar so lange, bis die Veränderung hinreichte, um eine für uns sichtbare Veränderung des Soma, sei es an der Blüte oder dem Blatt hervorzurufen[1]).

Hoffmann führt außer diesen Fällen noch einige Thatsachen etwas verschiedener Art an. Es gelang ihm die wilde „gelbe Rübe“ *Daucus Carota* durch Kultur im Garten und veränderte Ernährung im Bau ihrer Wurzel bedeutend zu verändern, und auch diese Veränderungen erwiesen sich als erblich.

Leider fehlt mir augenblicklich die botanische Literatur, und ich bin außer stande, diese ältern Versuche in extenso nachzulesen, allein auch hier handelt es sich offenbar um eine Abänderung, die erst nach Generationen sichtbar begann, also um eine Abänderung des Keimplasmas.

Ganz entsprechende Fälle sind schon lange bekannt. So die Geschichte des Garten-Stiefmütterchens, welches Hoffmann interessanter Weise von neuem aus der wilden Form, *Viola tricolor*, erzeugt hat und zwar im Laufe von 18 Jahren. Darwin sagt schon in seinem Werk über das Variieren im Zustand der Domestikation, dass beim Stiefmütterchen und bei allen andern „veredelten“ Blumen unserer

1) Vergl. die Darlegungen Nägeli's in seiner „Theorie der Abstammungslehre“ über diesen Punkt. Auch er schließt aus ähnlichen Thatsachen auf eine durch äußere Einwirkungen hervorgerufene, zunächst unsichtbare Veränderung des Idioplasmas, die sich erst im Laufe der Generationen so weit steigert, um nun auch Veränderungen sichtbarer Art an der Pflanze hervorzurufen. Nur die weitere Konsequenz, dass diese Veränderungen das Keimplasma allein treffen, zieht er nicht, weil er den Gegensatz von somatischem und germinativem Idioplasma nicht kennt.

Gärten die wilde, in den Garten verpflanzte Form immer zuerst viele Generationen hindurch unverändert blieb, scheinbar unbeeinflusst von den neuen Lebensbedingungen, dass dann aber einzelne Variationen auftraten, die die Gärtner nun durch Auslese und geschickte Kreuzungen zu einer besonders gefärbten und sonst ausgezeichneten Rasse heranzogen.

Also auch hier ist Veränderung des Keimplasmas das Primäre, und von erworbenen Abänderungen im Sinne der Deszendenztheorie kann keine Rede sein.

Die letzte botanische Thatsache, welche Hoffmann für Vererbung erworbener Eigenschaften anführt, ist die, dass Pflanzen von *Solidago Virgaurea*, welche aus den Walliser Alpen stammten, im botanischen Garten von Gießen eine „Aufblühezeit einhielten, welche um mehrere Wochen verschieden war von jener der daneben gepflanzten Exemplare aus der Umgegend von Gießen". Mit andern Worten: die Aufblühezeit der alpinen *Solidago* war erblich fixiert, und obgleich die äußern Bedingungen ein gleichzeitiges Aufblühen mit der Gießener Form erlaubt hätte, trat dies doch nicht ein.

Was folgt nun aber daraus? Nach Hoffmann natürlich, dass direkt erworbene Eigenschaften vererbt werden. Das setzt aber voraus, dass die Fixierung der Blütezeit eine direkt erworbene Eigenschaft sei, und in der That scheint Hoffmann dieser Ansicht zu sein, wenn er — allerdings etwas unbestimmt — sagt, die Aufblühezeit sei „durch Akkomodation — also klimatisch — während einer langen Reihe von Generationen erworben und erblich geworden". Allein was heißt „Akkomodation"? Vermutlich dasselbe, was man seit Darwin gewöhnlich „Anpassung" nennt, d. h. eine zweckmäßige, den Verhältnissen angepasste Einrichtung. Das Zustandekommen solcher Anpassungen denkt man sich bekanntlich nach Darwin bewirkt durch Selektionsprozesse; Hoffmann denkt es sich vielleicht in anderer Weise entstanden, nämlich mit Nägeli durch „direkte Bewirkung", d. h. durch die äußern Einflüsse direkt hervorgerufen.

In der That wäre auch die Fixierung der Blütezeit eine Anpassung, welche man sich formell ganz gut als auf den direkten Einfluss der äußern Bedingungen beruhend erklären könnte. Es fragt sich nur, ob diese Erklärung die richtige ist. Man würde sich vorstellen, dass die Pflanze durch frühern Eintritt der guten Jahreszeit zu rascherer Entwicklung angetrieben würde, dass sie also in wärmeres Klima versetzt zuerst etwas früher blühen würde, dass sich dann die Gewohnheit früher zu blühen auf die folgenden Generationen vererben, und durch stete weitere Einwirkung des warmen Klimas so weit vorrücken würde, als es der Organisation der Pflanze entsprechend thunlich wäre. Dabei ist eben nur leider, wie bei so vielen andern derartigen Erklärungen vergessen, dass die Vererbung erworbener Eigenschaften eine gänzlich unerwiesene Hypothese ist,

und diese wird bei der Erklärung vorausgesetzt! Dass man aber mit der Deutung einer Erscheinung, die die Vererbung erworbener Eigenschaften voraussetzt, keinen Beweis für die Existenz einer solchen Vererbung führen kann, liegt auf der Hand.

Ich habe mir die Fixierung der Blütezeiten und ähnlicher physiologischer Erscheinungen im Tierreich (das Ausschlüpfen überwinterter Insekten z. B.) durch Selektionsprozesse immer sehr wohl erklären zu können gemeint und ich gestehe, dass mir diese Erklärung auch heute noch die einfachste und natürlichste zu sein scheint. In Freiburg i./B., wo der Weinbau bekanntlich eine große Rolle spielt, leidet die Jahresernte häufig durch Frühjahrsfröste, die die jungen Triebe mit den Blütenknospen töten. Nun werden aber verschiedene Rebensorten gepflanzt, und diese treiben nicht genau zur selben Zeit. Wer nun je gesehen hat, wie durch einen Ende April eintretenden Frost alle Triebe der frühtreibenden Sorten vernichtet werden, während die der nur wenig später treibenden und jetzt noch nicht geöffneten, verschont bleiben, der wird nicht zweifelhaft sein, dass die erstern längst dem Untergang verfallen wären, wenn sie im Naturzustand mit den andern um die Existenz kämpfen müssten. Nun schwankt aber die Blütezeit bei den Individuen jeder Pflanzenart, ist demnach faktisch durch Auswahl der Individuen verrückbar; man sieht also nicht ein, wie es kommen sollte, dass die Blütezeit jeder Pflanze für jeden Standort nicht in möglichst günstiger Weise allein durch Naturzüchtung fixiert worden sein sollte!

Hoffmann ist sich offenbar des fundamentalen Unterschiedes zwischen erworbenen Eigenschaften des Soma und sekundären Abänderungen infolge Abänderungen des Keimplasmas nicht bewusst gewesen, sonst würde er nicht nach Geltendmachung der hier besprochenen botanischen Thatsachen, welche alle in die zweite Kategorie gehören, zur weitern Bekräftigung seiner Ansicht noch Fälle aus dem Tierreich angeführt haben, die alle in die erste Kategorie gehören, nämlich Vererbung von Verstümmelungen. Ich gehe darauf nicht ein, da die meisten alte Bekannte, alle aber viel zu unsicher und ungenau sind, um wissenschaftliche Beachtung beanspruchen zu können.

Ich glaube gezeigt zu haben, dass auf botanischem Gebiet bisher keine Thatsachen geltend gemacht worden sind, die eine Vererbung erworbener Eigenschaften (in meinem Sinn) zu beweisen, oder auch nur wahrscheinlich zu machen geeignet wären.

Neapel, Zoologische Station den 11. Januar 1888.

Druck von Junge & Sohn in Erlangen.

Überreicht vom Verfasser

SEPARAT-ABDRUCK
AUS DEN
BERICHTEN DER NATURFORSCHENDEN GESELLSCHAFT
ZU FREIBURG I. B.
BAND I. (1886) HEFT 1.

ZUR

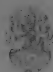
ANNAHME

EINER

CONTINUITÄT DES KEIMPLASMA'S

VON

Dr. AUGUST WEISMANN



FREIBURG I. B. 1886.
AKADEMISCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG VON J. C. B. MOHR
(PAUL SIEBECK)

Überreicht vom Verfasser

Separat-Abdruck

aus den

BERICHTEN DER NATURFORSCHENDEN GESELLSCHAFT

ZU FREIBURG I. B.

BAND I. (1886) HEFT 1.

ZUR

ANNAHME

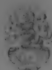
EINER

CONTINUITÄT DES KEIMPLASMA'S

VON

Dr. AUGUST WEISMANN

[illegible]



FREIBURG I. B. 1886.

AKADEMISCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG VON J. C. B. MOHR

(PAUL SIEBECK.)

Zur Annahme einer
Continuität des Keimplasma's

von

Dr. August Weismann,

Professor in Freiburg.

Selten nur ist ein fruchtbarer Gedanke in der Wissenschaft aufgetaucht, ohne dass er nicht von einer Seite bekämpft, von andrer aber als bereits bekannt hingestellt worden wäre. Das Erstere ist gewiss vollkommen in der Ordnung, ja sogar nothwendig, denn erst aus dem Kampf der Meinungen kann die Wahrheit klar und bestimmt hervorgehen, aber auch dem Zweiten ist nicht alle Berechtigung abzusprechen, denn es geschieht wohl in der That nur selten, dass ein derartiger Gedanke ohne irgendwelche vor- oder nebenherlaufende ähnliche oder gleichgerichtete Bestrebungen zu Tage tritt, und es ist nur natürlich, dass die Urheber solcher Bestrebungen den Unterschied zwischen dem Streben nach dem Ziel und der Erreichung desselben übersehen.

Wenn ich nicht irre, befinden wir uns im Augenblick wieder inmitten eines solchen Processes und zwar in Bezug auf die Theorie von der „Continuität des Keimplasma's", wie sie von mir in einer Reihe von Schriften im Laufe der letzten drei Jahre zu entwickeln versucht wurde. Von mehreren Seiten wird dieser Gedanke — besonders in seiner Consequenz, der Nichtvererbung erworbener Eigenschaften — heftig bekämpft, von andren aber wird geltend gemacht, dass er schon längst bekannt, ausgesprochen, ja fast selbstverständlich sei, indem es blos einer Zusammenstellung gewisser Thatsachen bedürfe, um ihn ohne jede weitere Auslegung von selbst hervortreten zu lassen.

Nicht blos aus egoistischen Gründen, d. h. um mein Eigenthumsrecht zu wahren, sondern wesentlich auch deshalb, weil es zur

Klärung und zum Verständniss der ganzen Frage beitragen muss, will ich hier auf einen Anspruch der letzteren Art eingehen, der vor Kurzem zu Tage getreten ist.

Professor v. SACHS in Würzburg hat kürzlich einen Aufsatz über „Continuität der embryonalen Substanz" veröffentlicht*), veranlasst durch ein Referat**) über meine 1885 erschienene Schrift „die Continuität des Keimplasma's als Grundlage einer Theorie der Vererbung"; er meint, „es könne den Lesern des betr. Referates von einigem Interesse sein, auch die Bemerkungen kennen zu lernen," welche er „bereits drei Jahre früher in seinem Buche: „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie" (Leipzig 1882) über die fundamentalen Erscheinungen der Fortpflanzung gemacht habe. In einem Buch von 991 Seiten würden solche Dinge leicht übersehen."

Auch ich habe jene „Bemerkungen" mit grossem Interesse gelesen; nicht jetzt erst, sondern schon vor mehreren Wochen, als mich das allmählige Durcharbeiten des vortrefflichen und für botanische Laien besonders werthvollen Buches von v. SACHS bis zu dessen 43. Kapitel hingeführt hatte, in welchem jene „Bemerkungen" enthalten sind. Leider war es damals um Vieles zu spät, um die v. SACHS'schen Bemerkungen für meine Theorie zu verwerthen, da auch meine letzte Schrift***) bereits in der Versendung begriffen war.

Um so lieber benutze ich jetzt die Gelegenheit, die Bedeutung der von v. SACHS geltend gemachten Thatsachen für meine Theorie von der „Continuität des Keimplasma's" und damit zugleich das Verhältniss der v. SACHS'schen Vorstellungen zu den meinigen klar zu legen. Der Grundgedanke ist auf beiden Seiten offenbar derselbe: das Gleichbleiben der Individuen in den aufeinander folgenden Generationen soll verständlich gemacht werden durch die Annahme eines direkten Zusammenhangs, also einer Identität der Keimsubstanz der einen Generation mit der der folgenden. v. SACHS glaubt diesen Zusammenhang direkt zu sehen, indem er die Substanz, aus welcher die Vegetationspunkte bestehen, für identisch hält mit der der befruchteten Eizelle. Da nun sämmtliche Vegetationspunkte einer Pflanze direkt auseinander hervorgehen und da andrerseits auch die Geschlechtszellen der Pflanze aus Vegetationspunkten hervor-

*) „Naturwissenschaftliche Rundschau", Nr. 5.

**) Ebendaselbst, Nr. 1.

***) „Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie". Jena 1886.

gehen, so ist also der Zusammenhang zwischen den Fortpflanzungszellen der beiden Generationen hergestellt. So scheint es.

Ich bekenne, dass ich im ersten Moment nach dem Lesen der v. Sachs'schen Darlegungen unter dem Eindruck stand, als läge hier eine der meinigen ganz ähnliche Vorstellung zu Grunde — schon der Name „Continuität des Keimplasma's“ und „Continuität der embryonalen Substanz“ klingt fast identisch — oder als wäre doch wenigstens durch die von v. Sachs geltend gemachten Thatsachen der Uebertragung meiner eigenen theoretischen Anschauungen auf die Pflanzenwelt wesentlich Vorschub geleistet. Genauere Ueberlegung zeigte aber bald, dass dies kaum der Fall ist; ja dass diese Hinweise nicht viel mehr bedeuten, als wenn man sagte: alle Zellen einer Pflanze stammen von der befruchteten Eizelle ab, auch die Fortpflanzungszellen — folglich besteht Continuität der Keimsubstanz. Es fragt sich eben, ob die blosse Aehnlichkeit zwischen dem Aussehen der Eizelle und dem der Vegetationspunkte schon ausreicht, um eine Identität ihrer Substanz zu erweisen, d. h. derjenigen Substanz, von welcher die weitere Entwicklung einer Zelle abhängt. Ich glaube, es lässt sich zeigen, dass es nicht ausreicht, ja noch mehr: dass diese vorausgesetzte Identität in Wirklichkeit nicht besteht.

Ich bin zwar keineswegs gesonnen, dem berühmten Botaniker auf botanischem Gebiete entgegenzutreten, aber es handelt sich hier um eine ganz allgemeine Frage, über die vom zoologischen Standpunkt aus ebensogut geurtheilt werden kann und muss, als vom botanischen.

Wenn v. Sachs sagt: „Der erste Vegetationspunkt der Keimpflanze sei „ein unmittelbarer Ueberrest von der Substanz der befruchteten Eizelle“, so fragt es sich nur, ob diese von ihm als „embryonal“ bezeichnete Substanz nicht inzwischen eine Veränderung durchgemacht hat. Sie sieht gleich aus — aber das beweist nichts; sie entsteht aus der Eizelle, allein dass der Embryo aus der befruchteten Eizelle hervorgegangen ist, beweist schwerlich die Identität seiner Substanz mit ihr. Der Embryo eines Huhns ist so wenig identisch, seiner Substanz nach, mit dem Ei, als das Huhn selbst, und mit dem Nachweis, dass diese drei Dinge nur Entwicklungsstadien von einander sind, ist noch nicht im geringsten bewiesen, dass auch nur ein einziger Theil des Hühnerembryo's gleich der Substanz des Eies ist. Grade darauf aber kommt es an, wenn eine Continuität der Keimsubstanz erschlossen werden soll.

Es lässt sich aber, auch ohne Botaniker zu sein, leicht zeigen, dass die Substanz der Vegetationspunkte unmöglich identisch sein kann mit der der befruchteten Eizelle. Wäre sie in der That ein Rest der Keimsubstanz, d. h. derjenigen Substanz, von deren Beschaffenheit es abhängt, dass die befruchtete Eizelle sich zu einem neuen Individuum entwickelt, so müssten alle Zellen des Vegetationspunktes Keimzellen sein, oder doch mindestens werden, sie müssten auch untereinander nicht blos gleich aussehen, sondern auch gleich sein; und das sind sie doch ebensowenig, denn aus der einen geht später ein Blatt, aus der andern ein Stengel, aus der dritten eine Blüthe hervor. Wenn also die Gleichheit der Keimsubstanz in den Keimzellen von Eltern und Kind auf Continuität beruht, dann muss dieselbe auf eine viel verborgenere Art zu Stande kommen, als durch die angenommene Gleichheit der Substanz, die „man direkt sieht"; man wird dann bei der Pflanze so gut, als bei den Thieren meine Hypothese von der Beimengung minimaler Mengen von Keimsubstanz zu der Substanz gewisser Körperzellen nicht entbehren können. Sobald man aber diese machen muss, ist es gleichgültig, ob die Zellen, welche Träger dieses unsichtbaren Keimplasma's sind, der Eizelle gleichen oder nicht.

Wenn wir irgend Etwas in der Fortpflanzungslehre mit Sicherheit behaupten dürfen, so ist es dieses, dass die Keimsubstanz (in dem angegebenen Sinne) nur einen sehr kleinen Theil der Masse der befruchteten Eizelle ausmacht, und es ist in meinen Augen eines der grössten Verdienste NÄGELI's dies klargelegt zu haben, indem er darauf hinwies, dass die gleiche Stärke der Vererbungstendenzen der beiden Eltern sich bei der ungeheuren Grössendifferenz von Samen und Eizelle nur dadurch verstehen lässt, dass man annimmt, auch die weibliche Keimzelle enthalte nur ein Minimum von Keimsubstanz, von wirklichem „Keimplasma", das andere aber sei Nährsubstanz oder „Nährplasma" *). PFLÜGER hat übrigens denselben Gedanken schon einige Jahre früher geäussert.

Daraus ergibt sich dann weiter der von mir gezogene Schluss, dass es sich bei der Befruchtung um eine Vermehrung der Keimsubstanz handle, und weiter, dass die männliche und weibliche Keimsubstanz im Wesentlichen gleich sei. Die letztere Ansicht theilt auch STRASBURGER.

---

*) „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre." München und Leipzig 1884.

v. Sachs deutet nun freilich in seinen „Vorlesungen“ die Thatsachen der Befruchtung ganz anders. Aus der enormen Grössendifferenz zwischen Eizelle und Spermatozoid schliesst er, dass es hier jedenfalls nicht auf „eine blosse Vermehrung der Substanz der Fortpflanzungszelle“ ankomme. „Schon die verschiedene Gestalt der beiden Sexualzellen: eines Zoosperms oder Pollenkorns gegenüber der Eizelle“ scheint ihm „mit Bestimmtheit darauf hinzuweisen, dass beide von verschiedener materieller Beschaffenheit sind“. Das sind sie nun auch ganz gewiss; es fragt sich nur, ob diejenige „Substanz“, welche die Samenzelle der Eizelle zuführt und welche Letztere zu ihrer „Weiterentwicklung“ bedarf, nicht dennoch dasselbe, nur durch individuelle Merkmale verschiedene „Keimplasma“ ist, welches auch als minimale Substanz im Innern der Eizelle angenommen werden muss. Ich glaube gezeigt zu haben *), dass dem allerdings so sein muss, und nicht nur die gleiche Vererbungsstärke von väterlicher und mütterlicher Seite sprechen dafür, sondern vor Allem auch die Erscheinungen der Parthenogenese. Gewiss ist es richtig, wenn v. Sachs schliesst, dass den meisten Eizellen durch die Befruchtung etwas Substantielles „zugeführt werde, was ihr bis dahin fehlte und dessen sie zu ihrer Weiterentwicklung bedarf“. Aber es gibt eben auch Eizellen, die dessen nicht bedürfen und sich doch entwickeln, und es hilft uns nicht weiter, wenn v. Sachs diese parthenogenetischen Eizellen dahin erläutert, dass sie Alles „in sich selbst haben, was zur Entwicklung nöthig ist“. Ohne Zweifel waren v. Sachs jene Fälle von thierischer Parthenogenese nicht gegenwärtig, in welchen ein und dasselbe Ei sich mit Befruchtung oder ohne solche entwickeln kann (Biene), und im ersteren Fall ein weibliches, im letzteren ein männliches Thier liefert. Hier liegt die Deutung nahe — besonders wenn man die übrigen Fälle von thierischer Parthenogenese hinzunimmt — dass die Substanz, welche der gewöhnlichen reifen Eizelle fehlt, um unbefruchtet in Entwicklung einzutreten, und welche normaler Weise von der Samenzelle geliefert wird, unter Umständen von der Eizelle selbst gebildet werden kann; mit andern Worten, dass eine Vermehrung der mütterlichen Keimsubstanz den Hinzutritt der väterlichen ersetzen kann. Es ist nicht meine Absicht, die andern Orts gegebene Beweisführung vollständig zu wiederholen; ich halte sie, wenn nicht für gradezu zwingend, so doch jedenfalls für nicht widerlegbar.

*) Siehe: „Continuität des Keimplasmas“ p. 88 u. f.

Angenommen ihre Richtigkeit, so führt sie wieder zurück auf den NÄGELI'schen Satz, nach welchem die eigentliche Keimsubstanz der Eizelle nur ein ausserordentlich kleiner Theil von der Gesammtmasse der Eizelle sein kann, denn die ganze Samenzelle beträgt häufig nur den tausendsten Theil, oder noch viel weniger von der Eizelle, und v. SACHS betont selbst mit Recht, dass „jedenfalls nicht die ganze Masse eines Spermatozoids, noch viel weniger etwa die ganze Masse eines Pollenkorninhaltes den Titel der Befruchtungssubstanz beanspruchen darf". Wenn nun die Keimsubstanz in der Eizelle der in der Samenzelle enthaltenen an Werth gleich ist, so muss sie auch an Masse sehr klein sein.

Wenn dem nun aber so ist, wie sollten wir im Stande sein können, dieses Keimplasma „direkt zu sehen" und in andern Zellen als gleich oder verschieden wiederzuerkennen? Selbst wenn die auf den Entdeckungen von STRASBURGER, HERTWIG, VAN BENEDEN und Andern beruhende, auch von mir getheilte Ansicht richtig ist, nach welcher die Substanz des Kernfadens das „Keimplasma" enthält, so müssen wir doch die Hoffnung aufgeben, auf optischem Weg in seine Struktur einzudringen. Sobald aber die Keimzelle ihre specifischen Eigenschaften, vor Allem also ihre ganz bestimmt gerichtete Entwicklungstendenz einer specifischen minimalen Substanz verdankt, dann müssen auch alle Descendenten derselben ihre specifische Natur einer solchen minimalen Menge eines „bestimmenden" Plasma's verdanken, und zwar muss dieses verschieden sein von dem der Keimzelle, weil auch diese Zellen selbst verschieden sind in ihrer Leistungsfähigkeit von der Keimzelle. v. SACHS spricht von meiner „Ablehnung des NÄGELI'schen Idioplasma's". Hätte er meine Schrift selbst und nicht blos das Referat darüber gelesen, so würde er gefunden haben, dass ich den Begriff des NÄGELI'schen Idioplasma's mit Freuden annehme, wenn auch in bestimmter Weise modificirt. Ich nehme ihn an in dem Sinne, in welchem ich selbst schon vor NÄGELI das Wort „Keimplasma" gebraucht habe*), in dem Sinne, dass einer jeden Zelle eben jene der Masse nach geringe, der Bedeutung nach aber entscheidende Substanz zu Grunde liegt, durch deren Molekularstruktur die physische Beschaffenheit der betreffenden Zelle hauptsächlich und wesentlich bestimmt wird. Es ist aber, wie mir scheint, eine unvermeidliche Consequenz aus dieser Vorstellung, dass das Idio-

*) Siehe „Ueber die Vererbung" Jena 1883.

plasma verschiedenartiger Zellen ebenfalls verschiedenartig sein muss, mag man sich diese Verschiedenartigkeit vorstellen wie man will und kann. Das Idioplasma der befruchteten Keimzelle muss verschieden sein von demjenigen der beiden ersten Embryonalzellen, und dieses wieder muss sich irgendwie unterscheiden von dem der folgenden Zellengeneration. Auch wird es nicht allzu kühn sein, sich den Unterschied der Idioplasmen um so grösser zu denken, je grösser die Unterschiede zwischen den betreffenden Zellen sind. Wonach beurtheilen wir aber die Verschiedenheit von Zellen? Gewiss unter Anderm auch nach ihrem Aussehen, aber doch wahrlich nicht allein danach. Die zwei ersten Zellen des thierischen Embryo (die zwei ersten „Furchungskugeln") sind nicht selten ganz gleich von Aussehen und lassen sich auch von der befruchteten Eizelle nicht durch irgend einen wesentlichen und bestimmten Charakter unterscheiden. Dennoch ist keine von ihnen im Stande, für sich allein den ganzen Embryo hervorzubringen und aus der einen von ihnen gehen ganz andre Theile des Embryo hervor, als aus der andern, aus der einen das Ektoderm, aus der andern das Entoderm. Sie können also weder unter sich gleich sein, noch identisch mit der Eizelle.

Ich glaube andern Orts*) gezeigt zu haben, dass der Aufbau des Embryo's mit einer stufenweisen Veränderung des Idioplasma's einhergehen muss, so zwar, dass schliesslich der fertige Embryo aus einer grossen Menge verschiedenartiger Zellengruppen besteht, deren Verschiedenartigkeit eben auf der Verschiedenartigkeit ihres Idioplasma's beruht.

In vielen Fällen ist unter diesen Tausenden von Zellen nicht eine einzige, welche später zur Keimzelle wird, keine also, deren Idioplasma reines Keimplasma ist; die Keimzellen bilden sich vielmehr erst später, manchmal erst viel später. In solchen Fällen wird man also sicher nicht sagen können, die Substanz der Zellen, welche den Embryo bilden, sei gleich der Substanz der Keimzellen. Man kann es aber überhaupt in keinem Fall; die Zellen, welche den Körper, „das Soma" des Embryo zusammensetzen, müssen stets ein Idioplasma enthalten, welches von dem der Keimzelle weit verschieden ist, entsprechend ihrer von der der Keimzellen weit verschiedenen Natur. Bereits im Jahre 1881 **) machte ich auf den fundamentalen Unterschied zwischen

*) „Continuität des Keimplasma's" p. 29 u. f., p. 45 u. f.

**) „Ueber die Dauer des Lebens". Ein Vortrag, gehalten auf der

den vergänglichen Körperzellen und den unsterblichen Keimzellen aufmerksam, und zwei Jahre später, kurz vor dem Erscheinen des NÄGELI'schen Buchs*) wurde meine Schrift „über die Vererbung“**) ausgegeben, in welcher der Gedanke von der Continuität des Keimplasma's auf Grund jenes ersten Gedankens, und gestützt auf die inzwischen an Hydroiden neu gewonnenen Thatsachen entwickelt wurde. Dort bereits zeigte ich, dass nur in ganz wenigen Fällen zwar die von mir angenommene Continuität des Keimplasma's direkt nachweisbar ist, nur dann nämlich, wenn die Keimzellen sich schon bei der ersten Theilung des befruchteten Eies von den somatischen Zellen absondern (Dipteren), dass aber in den meisten Fällen diese Trennung erst später geschieht, im Verlauf der Furchung, oder erst nach der Keimblätterbildung, oder noch später erst nach Anlage der Organe, oder erst in kommenden, auf ungeschlechtlichem Wege entstandenen Geschlechtern. Der Raum fehlt mir, um hier die Gründe darzulegen, welche mich bestimmten, trotz der in den meisten Fällen anscheinend unterbrochenen Continuität des Keimplasma's dennoch eine solche anzunehmen, und zwar derart, dass in allen Fällen unverändertes Keimplasma in minimaler Menge gewissen somatischen Zellenfolgen beigemengt sei, um dann später, nachdem es sich durch Wachsthum vermehrt hat, gewissermassen zur Herrschaft in den betreffenden Zellen zu gelangen und ihnen den Stempel von Keimzellen dadurch aufzudrücken. So entstehen z. B. beim Säugethier die Keimzellen aus den Zellen einer Epithelfalte, die schon durch Hunderte von Zellgenerationen von der befruchteten Eizelle entfernt, die also durch eine lange Reihe von Zellenstufen hindurchgegangen sind, deren herrschendes Idioplasma wesentlich verschieden von Keimplasma war. Aber es enthielt — so nehme ich an — ein Minimum von Keimplasma beigemengt und wenn dieses zur Herrschaft in der Zelle gelangt, wird die Zelle zur Keimzelle.

In meiner 1885 erschienenen Schrift, von welcher v. SACHS allein Kunde zu haben scheint, wenn auch keine direkte, sind diese Ansichten weiter entwickelt, schon früher aber hatte ich versucht, sie wenn auch nur zaghaft und vorsichtig (im Bewusstsein meiner unzulänglichen botanischen Kenntnisse) auch auf die pflanzlichen

Deutschen Naturforscher-Versammlung zu Salzburg am 21. Sept. 1881. Verhandl. der 54. Naturforscherversammlung 1881, u. Jena 1882.

*) „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre“.

**) „Ueber die Vererbung“.

Organismen anzuwenden*). Eine Durchführung meiner Vorstellungen erschien dort fast schwieriger, als bei den Thieren. Der Weg von der befruchteten Eizelle, durch das Samenkorn bis zu den Blüthen eines grossen Baumes ist ein gar weiter, freilich am Ende nicht weiter, als von der befruchteten Eizelle eines Polypen durch den daraus sich entwickelnden ersten Polypen, den Begründer der Kolonie, zu dem durch Knospung entstehenden zweiten, dritten, vierten, bis Hundertsten und Tausendsten, und schliesslich bis in die vom Polypenstöckchen hervorsprossenden Medusenknospen, in deren Ektoderm sich dann erst die Keimzellen differenziren. Und grade die Polypen sind mit die wichtigste Stütze für meine Ansicht von dem verborgenen Zusammenhang des Keimplasma's der beiden aufeinanderfolgenden Generationen, wie Derjenige zugeben wird, der sich die Mühe gibt, das angezogene Selbstreferat im „biologischen Centralblatt“ zu lesen, oder gar in die diesem zu Grunde liegende Monographie „über die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen“**) einzudringen und etwa deren allgemeinen Theil durchzulesen, eine Zumuthung, die freilich bei der Massenhaftigkeit der heutigen wissenschaftlichen Produktion fast unbescheiden aussehen kann. Dennoch ist es zu bedauern, wenn Solche, die sich diesen allgemeinen theoretischen Fragen ernstlich zuwenden, sich die Möglichkeit entgehen lassen, wichtige Thatsachen in ihrer ganzen Bedeutung auf sich einwirken zu lassen, wie es doch nur entweder durch eigne Arbeit oder durch das direkte Studium der Arbeit eines Andern geschehen kann. Dass indessen auch besseren Kennern des Pflanzenreichs, als ich es leider bin, dass auch hervorragenden Botanikern die Uebertragung meiner Continuitätstheorie auf das Pflanzenreich nicht so ganz selbstverständlich zu sein schien, wie sie es doch sein müsste, wenn die von v. Sachs geltend gemachten Thatsachen eine solche Continuität wirklich bewiesen, das zeigen am besten die Einwürfe, welche mir Strasburger***) machte. Er wies auf die zahlreichen Fälle hin, in welchen aus Blättern oder Wurzeln unter gewissen Umständen ganze Pflanzen hervorwachsen, die blühen und Keimzellen produciren; Blätter und Wurzeln lägen aber nicht

*) Siehe: „Biol. Centralblatt“ Bd. IV, p. 12 „Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen“, Selbstreferat 1885.

**) Mit Atlas von 24 Tafeln, Jena bei Gustav Fischer. 1883.

***) Strasburger „Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage einer Theorie der Zeugung“. Jena 1884, p. 130 u. f.

auf dem normalen Weg von der elterlichen zur kindlichen Keimzelle, und man könne desshalb auch nicht einsehen, wieso Keimplasma irgendwelchen Zellen des Blattes oder der Wurzeln beigemengt sein sollte. Ich konnte darauf erwidern, dass doch bei Weitem nicht alle Blätter und alle Wurzeln diese Fähigkeit besässen, und dass somit der Annahme Nichts entgegenstünde, dass bei manchen Arten Blätter und Wurzeln speciell dem Zweck der Vermehrung angepasst seien, dass sie also in der That minimale Mengen unveränderten Keimplasma's enthielten. Ob Strasburger die betreffende Stelle aus v. Sachs' „Vorlesungen" kannte, weiss ich nicht, jedenfalls kannte er die dort geltend gemachten Thatsachen, scheint sie aber so wenig als ich, für einen zureichenden Grund für die Annahme einer Continuität der Keimsubstanz gehalten zu haben.

Eine Erleichterung für die Uebertragung meiner Continuitätstheorie auf das Pflanzenreich würde es immerhin sein, wenn in der That alle pflanzlichen Vegetationspunkte sich direkt von dem histologisch noch wenig oder nicht differenzirten Gewebe des Embryo's herleiteten. Sollte v. Sachs bei seiner Darlegung aber an jene von Strasburger mir entgegengehaltenen Fälle gedacht haben? Liegen wirklich in den Begonienblättern z. B. Vegetationspunkte, die sich vom Gewebe des Embryo direkt herleiten, oder entstehen dieselben nicht vielmehr erst neu, wenn das Blatt abgebrochen und auf feuchte Erde gelegt wird? Besteht also auch hier die Continuität der „sichtbaren embryonalen" Substanz? Für meine Theorie ist dies nicht entscheidend, denn wenn es auch — wie ich andern Orts zu zeigen suchte — wahrscheinlich ist, dass das Keimplasma vorzüglich jungen, noch nicht histologisch differenzirten Zellen beigemengt ist, um seinen Weg von einer zur andern Generation auszuführen, so sieht man doch auch kein theoretisches Hinderniss, warum es nicht unter Umständen auch Zellen von ausgeprägtem histologischem Charakter ja sogar allen Zellen der ganzen Pflanze beigemengt sein könnte. Das Letztere müsste z. B. für die Marchantieen (Lebermoose) angenommen werden, an welchen Vöchting kürzlich gezeigt hat*), „dass von jeder einzelnen vegetativen Zelle" eine Regeneration der ganzen Pflanze ausgehen kann.

Auch auf zoologischem Gebiete hat man die histologisch noch undifferenzirten Zellen im Körper der höchsten Thiere unter der Bezeichnung „embryonale" Zellen für die Entstehung der Keimzellen

*) Siehe: H. Vöchting „Ueber die Regeneration der Marchantieen". Pringsheim's Jahrbücher f. wiss. Botanik, Bd. XVI, Heft 3, Berlin 1885.

herbeiziehen wollen. So glaubte Valaoritis in einer an Beobachtungen und Gedanken reichen Schrift die Entstehung der Keimzellen bei den Wirbelthieren auf „weisse Blutzellen“ zurückführen zu können. Aber ganz abgesehen davon, dass dieser und ähnliche Versuche mit den Thatsachen in Widerspruch treten, welche zeigen, dass dem nicht so ist, so würde doch auch unsere Einsicht in die Vererbung nicht im mindesten gefördert werden, wenn es sich wirklich so verhielte. Denn offenbar muss das Idioplasma solcher „embryonaler“ Zellen weit verschieden sein von dem der Keimzelle. jedenfalls sehr viel stärker verschieden, als das der beiden ersten Furchungszellen, das, wie oben erwähnt, bereits weit auseinandergehende Entwicklungstendenzen enthält, folglich auch weit verschiedenes Idioplasma. Genau ebenso verhält es sich mit den Zellen der pflanzlichen Vegetationspunkte. Damit, dass man sie „embryonal“ nennt, werden sie noch nicht zu Keimzellen, enthalten sie noch kein Keimplasma; es sind einfach junge Zellen, äusserlich vielleicht unter sich gleich, innerlich aber grundverschieden.

Ich glaube gezeigt zu haben, dass die „embryonale Substanz“ von v. Sachs und mein „Keimplasma“ nichts weniger als identisch sind, und damit ist wohl zugleich der Nachweis geführt, dass auch unsere Ansichten von einer Continuität dieser Substanz nicht dasselbe besagen können.

Deshalb soll aber nicht im Geringsten bestritten werden, dass v. Sachs' Ausführungen in anziehender und formell vollendeter Weise den ununterbrochnen Fluss des organischen und zwar speciell des pflanzlichen Lebens schildern, indem sie zeigen, von welchen Theilen der Pflanze die Neubildungen vorwiegend und immer wieder von Neuem ausgehen (a. a. O. p. 943).

Zur Lösung des Räthsels von der Vererbung scheint mir aber allerdings damit Nichts gewonnen zu sein, wie denn auch wohl Niemand in jener schönen und schwungvollen Stelle der v. Sachs'schen „Vorlesungen“ etwa eine Theorie der Vererbung erblicken wird. Sagt doch v. Sachs selbst, jene Stelle enthalte „keine Theorie, noch weniger eine Hypothese“, vielmehr nur „Thatsachen in möglichst einfacher Zusammenfassung“. Inwiefern sich nun aus diesen „Thatsachen“ allein, d. h. ohne Zuhülfenahme meiner Hypothese von der Continuität des Keimplasma's ein besseres Verständniss der Vererbung ableiten liesse, das müsste erst gezeigt werden.

Freiburg i. Br., 18. Februar 1886.

12

Sonderabdruck aus dem „Biologischen Centralblatt".

IV. Band. Nr. 21 u. 22

Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen.

Von Dr. **August Weismann**,

Professor in Freiburg i. B.

Seit ich vor einigen Jahren auf den Unterschied hinwies, der uns in der Dauer des Lebens bei einzelligen und vielzelligen Wesen, speziell bei Protozoen und Metazoen entgegentritt, ist derselbe mehrfach Gegenstand der Erörterung geworden. Unabhängig von mir und fast gleichzeitig hat der leider so früh der Wissenschaft entrissene W. H. Rolph in seinem gedankenreichen Buch „Biologische Probleme" die Sache berührt. Dann veröffentlichte Bütschli einige Reflexionen darüber, später folgte Götte mit einer eingehenden Abhandlung „über den Ursprung des Todes" und zuletzt hat Möbius sich über diese Fragen geäußert. Dass in der That die Beziehungen zwischen den Individuen, welche successive auseinander hervorgehen, bei den Einzelligen eine andere ist als bei den höheren Vielzelligen, scheint kaum bestritten werden zu können, ist auch so auffällig, dass es jeder sehen muss, der überhaupt diesen Erscheinungen einiges Nachdenken zuwendet. Das einzellige Individuum vermehrt sich, indem es sich in zwei Hälften teilt, und von diesen ist jede gleich lebensfähig und enthält das Vermögen fernerer, soweit wir urteilen können, unbegrenzter Teilungen. Bei jeder Teilung geht das sich teilende Individuum genau in die zwei Hälften auf, es bleibt nichts übrig, es stirbt nichts ab. Bei den Metazoen ist dies anders, die Individuen pflanzen sich nur durch bestimmte einzelne Zellen fort, die sich in ihnen ausbilden, sie selbst aber sterben und es unterliegt keinem Zweifel, dass sie sterben müssen, sterblich sind. Den Einzelligen dagegen ist eine in ihrer eignen Natur begründete zeitliche Grenze nicht gesteckt, sie sind somit in gewissem Sinne unsterblich. Daraus folgt dann weiter, dass der natürliche oder physiologische Tod des Individuums erst mit der Entstehung der Vielzelligen auftrat, dass er mithin eine Anpassungserscheinung ist, nicht aber, wie man bis dahin angenommen hatte, ein unvermeidliches Attribut alles Lebendigen, eine Konsequenz des Lebens selbst. Diese meine Auffassung hat nicht überall Zustimmung gefunden, zuerst trat ihr Götte in der oben angeführten Schrift entgegen und nun auch Möbius[1]). Die Einwände des erstern habe ich bereits in einer besondern Abhandlung[2]) zu entkräften versucht, die des letztern gaben den Anstoß zu vorliegendem Aufsatz. Wenn es sich hier um Erscheinungen handelte, die noch nicht genau genug gekannt wären, um heute schon eine sichere Beurteilung zuzulassen, oder um solche, deren Deutung der individuellen Meinung weiten Spielraum ließe, so würde ich darauf verzichten, sie jetzt nochmals einer Analyse zu unterwerfen, allein mir scheint das Gegenteil der Fall zu sein; wir haben auf diesem Gebiet einen recht soliden Boden von Thatsachen unter den Füßen, und ich meine, die Schlüsse daraus müssten bis zu einem gewissen Betrag auch ganz bestimmte und sichere sein können. So möchte ich denn noch einmal versuchen, meine Meinung genauer darzulegen.

1) Das Sterben der einzelligen und der vielzelligen Tiere. Diese Zeitschrift IV. Bd. Nr. 13. 1884.

2) Ueber Leben und Tod. Eine biologische Untersuchung. Jena 1884.

Götte hat bekanntlich im Gegensatz zu meiner Behauptung vom gänzlichen Fehlen eines natürlichen Todes bei den Einzelligen die Ansicht aufgestellt, dass dieses Fehlen nur scheinbar sei, in Wahrheit aber auch im Entwicklungsgang der Einzelligen ein Tod vorkomme; er fasste die Encystierung des Tieres, wie sie oft der Teilung vorhergeht, als einen Zerfall, als ein Herabsinken des lebenden Körpers zu toter organischer Materie auf, die sich später erst wieder neu belebt und dann zur Teilung schreitet. Ich glaube gezeigt zu haben, dass wir diese Deutung nicht annehmen können; weder geht der Teilung stets Encystierung voraus, noch darf überhaupt die Encystierung als ein ursprünglicher Vorgang aufgefasst werden, sie ist vielmehr eine sekundäre Einrichtung zum Schutz des Tiers gegen äußere Schädlichkeiten, gegen Einfrieren und Eintrocknen u. s. w., auch führt sie nicht eine völlige Auflösung des Organismus herbei, vielmehr häufig nur sehr unbedeutende, rein äußerliche Veränderungen, die nicht einmal jede Bewegung vollkommen ausschließen, geschweige denn als ein Tod betrachtet werden können.

Möbius greift denn auch nicht auf diese Vorstellungen zurück, er bestreitet nicht, dass ein natürlicher Tod den Einzelligen fehlt, aber er meint, wenn auch das Individuum „bei seiner Fortpflanzung nichts zurücklasse, was stirbt“, so sei es dennoch nicht „unsterblich zu nennen, denn während der Teilung erlösche allmählich sein individuelles Dasein“ und zwar gehe es „in dem Augenblick zu Ende, wo sich die Tochtersprösslinge von einander trennen. Mit dem Abschluss der Teilung hört also das Mutterindividuum auf zu leben.“

Es fragt sich zunächst, was man hier unter dem Worte „Individuum“ zu verstehen hat. Als ein „Individuum“ im physiologischen Sinn — und nur um ein solches kann es sich ja hier handeln — wird man jeden selbständig lebenden Körper betrachten können, der von anderen lebenden Körpern abgegrenzt ist. Verschwindet nun wirklich das Muttertier bei der Teilung und wird aus ihm ein anderes Individuum? Was könnte dabei das Entscheidende sein? Gewiss weder die Form, noch die Masse, noch die Zusammensetzung aus Organen, Zellen, Molekülgruppen, Molekülen oder endlich Atomen; alles dieses kann sich ändern, ohne dass dadurch das Bion ein anderes wird, und thatsächlich wechselt auch alles dies im Laufe des Lebens ein und desselben, unbestrittenen Bions; man denke an die Metamorphose, an das Wachstum, an den Zellverbrauch und Zellersatz und schließlich an den Stoffwechsel, auf dessen unausgesetzter Thätigkeit die Lebenserscheinungen beruhen. Um mit dem letztgenannten zu beginnen, so kann man unmöglich mit Möbius als Beweis dafür, dass die Teilungssprösslinge andere Bionten seien als das Mutterbion, geltend machen, dass dieselben zwar zuerst noch ganz aus derselben Substanz bestünden, dann aber während ihres Wachstums ebenso viel

neue Substanz hinzufügten, als sie übernommen hätten, so dass dann also bei ihrer Teilung jeder Sprössling nur „höchstens $^1/_4$ der großmütterlichen Leibesmasse“ enthalten könne, „bei der dritten Teilung nur höchstens $^1/_8$, bei der vierten höchstens $^1/_{16}$, bei der zehnten höchstens $^1/_{1024}$ von dem Leibe der Urmutter“. Einer solchen Auffassung glaubte ich vorgebeugt zu haben, als ich bei früherer Gelegenheit schrieb: „Der Mann von heute besteht aus ganz anderen Molekülen als der Knabe von vor 20 Jahren“ [1]), und doch sind beide für uns dasselbe Individuum. Nicht die Identität des Stoffes bedingt die Identität der lebenden Person, sondern die Kontinuität des selbständigen, gegen andere abgegrenzten, lebenden Körpers! Grade diese aber wird bei dem Teilungsprozess nicht aufgehoben, nur die Masse des Körpers wird verringert, wie sie früher beim Wachstum vermehrt wurde. Aber auch Vermehrung oder Verminderung der Masse stempelt ein Bion nicht zu einem neuen, einem andern, als es vorher war, nimmt ihm nicht seine Individualität. Sagen wir denn bei einem Menschen, der den Arm oder das Bein, oder gar Arme und Beine verloren hat, er sei nun ein anderes Individuum geworden? oder wie groß muss der Verlust an Masse sein, damit die Individualität eine neue werde? Wie sollte also eine Amöbe oder ein Infusorium seine Individualität verlieren, wenn es ein Stück von sich abspaltet, betrage dies auch die Hälfte seiner Gesamtheit?

Man könnte aber etwa versucht sein, die Teilsprösslinge eines Infusoriums deshalb als neue Individuen zu betrachten, weil sie vielfach Teile neu bilden müssen. So muss z. B. bei der Querteilung der Infusorien die vordere Teilhälfte ein neues Hinterende bilden, die hintere Teilhälfte dagegen muss sich durch ein neues Vorderende mit Mund, adoraler Wimperzone u. s. w. zu einem vollständigen Bion ergänzen. Entscheidet aber diese Hinzufügung neuer Teile über die Individualität? Halten wir eine geflügelte Heuschrecke für ein anderes Individuum als ihre flügellose Larve, oder den Frosch mit seinen vier Beinen für ein anderes Individuum als seine noch fußlose Kaulquappe? Bloße Formänderungen können unmöglich die Individualität zerstören und zu einer neuen stempeln, so dass ich gar nicht einmal darauf hinzuweisen brauchte, dass bei den angezogenen Infusorien die neu zu bildenden Teile oft schon am Mutterindividuum entstehen, bevor noch die Teilung erfolgt ist, so lange also die Individualität der Mutter unbestritten besteht!

Möbius beruft sich aber auch auf die Psyche. „Die Protozoen sind ebenso wie die Metazoen psychisch zentrierte Individuen. In den gesonderten psychischen Zentren der Teilungssprösslinge kann das frühere psychische Zentrum der Mutter nicht fortbestehen, weil

1) Dauer des Lebens S. 35.

deren individuelles, leibliches und geistiges Leben bei der Teilung erlischt. Die Protozoen sind daher auch vom psychologischen Standpunkte aus nicht unsterblich zu nennen.“ Ist aber dieses „Erlöschen“ nicht eine petitio principii? woher wissen wir, dass es erlischt? oder was hätten wir für ein Kriterium, die Psyche eines Infusoriums von der eines andern zu unterscheiden? Offenbar will das Möbius auch nicht behaupten, er meint nur, dass wir aus der Teilung der Masse, an welcher doch die Psyche hängt, folgern müssten, dass auch die Psyche geteilt und somit eine andere würde. Aber grade dieses „somit“ kann ich nicht zugeben, mir scheint vielmehr, dass die Psyche sich nicht halbieren lässt; auch scheint mir ein Grund zu der Annahme des „Erlöschens“ zu fehlen. Möbius selbst gibt ja zu, dass bei der Teilung eines Einzelligen nichts wirklich „stirbt“. Es könnte sich also nur um eine Herabsetzung der Lebensenergie, vielleicht um einen Scheintod oder selbst um einen momentanen völligen Stillstand des Lebens handeln. Ich will gar nicht weiter untersuchen, ob sich eine solche Hypothese durch Thatsachen stützen ließe; gesetzt selbst, das Leben hörte auf, es stünde eine Zeitlang still, um nach der Teilung neu zu erwachen, wieso sollte es dann ein anderes geworden sein, als es vorher war, da doch die Substanz, an der es abläuft, zunächst noch genau dieselbe ist, die sie vorher war? Ein Frosch, eine Raupe, die aus dem gefrornen Zustand intakt wieder erwachen, sind noch dieselben Individuen wie vorher, und zwar in leiblicher wie in geistiger Beziehung; sie müssen nachher noch ebenso empfinden und ebenso auf die Empfindung reagieren wie vorher, dieselben Triebe und dieselben Vorstellungen haben; sollten sie Erfahrungen in ihrem früheren Leben gemacht haben, so werden ihnen diese jetzt ebenso zu gebote stehen, wie vor dem Winterschlaf, auch kann während desselben nichts neues hinzugekommen sein. Aber vielleicht könnte bei der Halbierung, wie sie die Teilung mit sich bringt, ein Teil des geistigen Gehaltes jeder Teilungshälfte verloren gehen? — Wir kennen das morphologische Substrat der psychischen Funktionen bei solch niederen Organismen nicht mit Bestimmtheit; wir wissen nicht sicher, ob die ganze Masse des Tiers empfindet oder etwa bloß seine äußerste Schicht. Bei Infusorien ist wohl das letztere anzunehmen, offenbar aber hängt das psychische Vermögen auch des Infusoriums im wesentlichen nicht an der Masse der Materie, sondern an der Qualität derselben, diese aber bleibt bei der Teilung dieselbe. Man nehme an, der Mensch könne sich durch Teilung in der Medianebene fortpflanzen, so würde sein Gehirn dabei in zwei symmetrische Hälften zerfallen, und eine jede von ihnen würde das Bewusstsein des „Ich“ mit sich nehmen und nicht minder den gesamten Inhalt der früheren Erfahrung. Durch die Teilung könnte der Inhalt des Bewusstseins nicht verändert werden, es könnte weder etwas davon wegfallen, noch etwas hinzukommen, höchstens das Bewusstsein der Teilung selbst also eine neue

Erfahrung. In diesem Sinn sagte ich schon früher: „Stellen wir uns eine Amöbe mit Selbstbewusstsein begabt vor, so würde sie bei ihrer Teilung denken: ich schnüre eine Tochter von mir ab, und ich zweifle nicht, dass jede Hälfte die andere für die Tochter und sich selbst für das ursprüngliche Individium ansehen würde“ [1]). Die Erfahrungen, welche das Mutterbion gemacht hat, gehen auf jeden der Sprösslinge über und zwar nicht etwa halbiert, sondern voll und ganz; der Inhalt des Bewusstseins und vollends das Selbstbewusstsein lässt sich eben nicht halbieren oder vielmehr nur so, dass jede Hälfte wieder dem Ganzen gleicht, und gradeso muss es sich auch mit dem „psychischen Zentrum“ der Amöbe verhalten.

Ich habe aber damit noch nicht alles erschöpft, was gegen meine Ansicht vorgebracht werden könnte. Möbius stellt den Satz auf: „das individuelle Dasein“ des Protozoons gehe „in dem Augenblick zu Ende, wo sich seine Tochtersprösslinge von einander trennen“. Ich bin in der Lage eine Beobachtung hier mitzuteilen, die auf den ersten Blick eine frappante Bestätigung dieser These zu enthalten scheint. Eines der größten Infusorien, ein *Stentor viridis*, wurde in Teilung beobachtet. Das Tier hatte schon zwei vollständige Vorder- und Hinterenden, und die beiden Teilhälften hingen nur noch durch eine ziemlich schmale Substanzbrücke zusammen. Aber sie bewegten sich noch wie ein einziges Individuum, schwammen gleichzeitig aktiv vorwärts oder rückwärts; kam das vordere an ein Hindernis und wich ihm durch Rückwärtsbewegung aus, so schlugen in demselben Moment auch die Wimpern der hintern Teilhälfte nach rückwärts u. s. w. Die gemeinsame Aktion dauerte so lange, als noch eine schmale fadenartige Brücke die beiden Hälften verband, im Augenblick aber, in dem sie sich löste, schwamm die eine Hälfte hierhin, die andere dorthin [2]).

Solange also das Protoplasma der Teilhälften noch zusammenhängt, handeln sie wie ein Bion. Was beweist dies nun? Ich glaube es beweist, dass sie auch als solches empfinden, denn der Wille ist die Reaktion auf die Empfindung; sie fühlen sich also so lange als eins, als sie noch zusammenhängen. Das beweist, dass dies Gefühl der Einheit unabhängig ist nicht nur von der Größe und Masse, sondern auch von der Gestalt des Bions, dass wir also der Individualität nach immer noch das eine ursprüngliche Bion vor uns haben, obwohl es jetzt aus zwei vollständigen Tieren besteht, die nur noch durch ein Fädchen zusammenhängen. Wenn aber das Fädchen zer-

---

1) Dauer des Lebens. S. 35.

2) Diese Beobachtung stammt von Prof. A. Gruber, der sie vielleicht gelegentlich einmal noch genauer veröffentlichen wird, sie wurde von ihm auch an anderen Infusorien gemacht, aber nirgends so auffallend gefunden, als bei dem durch Bewimperung und eigentümliche Körperform besonders günstigen *Stentor*.

reißt, haben wir dann nun auf einmal zwei neue Individualitäten, ist jetzt die Individualität der Mutter erloschen? Mir schiene es natürlicher, diese letztere jetzt als doppelt vorhanden zu betrachten; statt dem Bion I haben wir nun die Bionten Ia und Ib, nicht aber II und III. Eine Individualität lässt sich so wenig halbieren als das Selbstbewusstsein, die Hälfte ist immer wieder ihrem physiologischen Wert nach gleich dem Ganzen.

Ich glaube nun hinlänglich gezeigt zu haben, dass die Vorstellung, Mutter- und Tochtertiere seien verschiedene Individuen, nicht zutrifft, dass sie ein wesentliches Moment des Teilungsvorganges übersieht, nämlich die Identität der lebenden Substanz bei „Mutter" und „Töchtern". Sie hebt willkürlich das eine Moment hervor, dass statt einem Individuum nun zwei da sind, und bezeichnet diese als neue, vergisst aber, dass jede der Teilhälften nichts anderes ist, als eine Fortsetzung des Mutterindividuums.

Wenn nun aber auch diese Ansicht unhaltbar ist und sich mit den Thatsachen nicht deckt, so will ich doch keineswegs bestreiten, dass auch die entgegengesetzte Ausdrucksweise in voller Schroffheit und mit dem Anspruch hingestellt, den Thatbestand zu erschöpfen, nicht genügen könnte. Es wäre jedenfalls sehr unpraktisch, wollte man darauf bestehen, dass Mutter und Sprösslinge ein und dasselbe Individuum wären, denn letztere sind eben doch zwei selbständige lebende Körper, und Zwei ist nicht Eines. Man könnte ja so schließlich zu dem Absurdum gelangen, dass alle Bionten einer Infusorienart, welche heute leben, nur ein Individuum wären! Es kann auch nicht behauptet werden, dass die zwei Teilhälften je absolut gleich wären, sie werden sich vielmehr von Anfang an so stark von einander unterscheiden, als eben die eine Hälfte eines Bions sich von seiner andern Hälfte unterscheidet, — häufig auch stärker, und im weitern Verlauf ihres selbständigen Lebens werden sie infolge verschiedener äußerer Einwirkungen noch weiter auseinandergehen. Wenn man also für die „selbständig lebenden Körper" der Einzelligen („die Individuen") nicht ein neues Wort erfinden will, wird man immerhin gut thun, sie als Individuen zu bezeichnen, obwohl man weiß, dass sie nach vor- und nach rückwärts mit anderen „Individuen" identisch sind, und dass eine zeitliche Grenze zwischen der Aufeinanderfolge der „Individuen" nicht vorhanden ist. Man wird auch von Generationen sprechen müssen, wenn man sich einander verständlich machen will, und wird nicht darauf beharren dürfen, dass Generationen in dem Sinne wie bei den Metazoen hier nicht vorkommen, da eben der Körper der einen Generation vollkommen in den der folgenden übergeht. Wollte man hier nur das eine Moment der Kontinuität der Individuen im Auge behalten, so würde man in denselben Fehler verfallen, in welchen diejenigen verfallen, welche nur das Moment der Trennung berücksichtigen.

Das Resultat dieser Betrachtungen ist also, dass unsere Begriffe vom „Individuum“ und der „Generation“, von „Mutter“ und „Tochter“ hier nicht ausreichen zur Bezeichnung der Sache. Es gibt keine Individuen bei den Protozoen im Sinne der Metazoen, und von diesen letzteren stammen die genannten Abstraktionen her. Ich kann hier nur wiederholen, was Rolph[1]) grade in bezug auf die Fortpflanzung der Einzelligen sehr gut so ausgedrückt hat: „Eine durchgreifende Klärung der Generationsfrage ist auf der Grundlage des Individuums und der Individualität nicht möglich, sondern nur auf der Grundlage der Kontinuität des lebenden Protoplasmas. Um überhaupt von Individuen reden zu können, müssen wir den Zusammenhang zwischen dem sich teilenden Tier und den Teilsprösslingen künstlich durchschneiden und „eine Diskontinuität einführen, wo die Natur eine Kontinuität zeigt.“ Alle solche Begriffe sind ja von uns erzeugte Abstraktionen, die in der Natur selbst nicht vorhanden sind, vielmehr von uns in sie hineingelegt werden; wie brauchen sie, ja wir können sie gar nicht entbehren, aber wir müssen nicht glauben, das Verständnis einer Erscheinung erlangt zu haben, wenn wir dieselbe in eines dieser Begriffsschemata glücklich hineingepresst haben. Es ist nötig, dies anzuerkennen und die Unzulänglichkeit des herkömmlichen Begriffs der „Individualität“ in diesen Fragen sich einzugestehen.

Soweit könnte die Differenz zwischen Möbius und mir als ein bloßer Wortstreit angesehen werden, allein sie geht tiefer, denn Möbius bestreitet die „Unsterblichkeit“ der Einzelligen nicht bloß in rein formalem Sinn, sondern auch im realen. Hinter dem Satz, dass die Individualität der Mutter bei der Teilung schwinde, steht bei ihm die Vorstellung von einem „Altern“ des Individuums. Wenn auch zugegeben wird, dass ein natürlicher Tod fehlt, so wird doch angenommen, „dass die Reizfähigkeit in den gealterten Individuen nach und nach schwächer werde“ und „endlich ganz erlösche“, um erst in den Teilsprösslingen „verjüngt“ wieder aufzuleben. Möbius steht mit dieser Vorstellung keineswegs allein, vielmehr wird gar manchmal von „senilen“ Erscheinungen bei Einzelligen gesprochen[2]). Nichts zeigt deutlicher, wie schwer es ist, eingewurzelte Vorstellungen los zu werden. Von den höheren Tieren haben wir einmal die dort ganz richtige Vorstellung gewonnen, dass jedes Individuum durch die Lebensvorgänge selbst sich abnützt und zuletzt dem natürlichen Tode verfällt, und nun tragen wir diese Vorstellung auf die ganze Lebewelt über, auch auf die Einzelligen, bei denen bis jetzt auch nicht entfernt etwas derartiges bewiesen, oder auch nur wahrscheinlich ge-

---

1) Biolog. Probleme. S. 129.

2) Vergl. z. B. Jikeli, Ueber die Kernverhältnisse der Infusorien S. 9 Zool. Anz. 1884.

macht worden ist. Es wird auch nicht bewiesen werden, denn es existiert nicht und kann nicht existieren, sonst müsste den Einzelligen das Leben längst ausgegangen sein, und wir könnten nur solche Einzellige auf der Erde haben, die durch Generatio aequivoca entstanden wären. Es scheint mir von großer Bedeutung, sich den tiefgreifenden Unterschied zum Bewusstsein zu bringen, der in dieser Hinsicht zwischen Einzelligen und Vielzelligen besteht. Auch Rolph ist hier nicht auf den Grund gedrungen, so vortrefflich auch alles andere ist, was er über die Teilung vorbringt, indem er sich über die fundamentale Verschiedenheit zwischen natürlichem und zufälligem Tod nicht klar wurde (S. 130); er meint, „es wäre denkbar, dass die ersten Geschöpfe sich dauernd durch Teilung und Konjugation vermehrt hätten, ohne dass überhaupt je von Zerfall, von Tod die Rede war. Trotzdem kann er (der Tod) und wird er sogar seit dem Ursprung des organischen Lebens existiert haben. Tod kann eingetreten sein durch mechanische Zerstörung oder durch chemische Auflösung oder endlich durch ungenügende Ernährung, durch Verhungern". Ganz gewiss! auch durch Eintrocknen und durch allzugroße Kälte; aber der Tod aus solchen Ursachen ist kein physiologischer, kein natürlicher Tod, der in dem Leben selbst seine Wurzel hat, der ein unvermeidliches Stadium, ein Entwicklungsprozess des Lebens selbst ist! Grade darin liegt die Eigentümlichkeit der Protozoen, dass ihr Körper sich nicht durch das Leben abnutzt, dass er ein Teil der unsterblichen Substanz ist, welche die zahllosen Ketten der Lebensformen mit einander verknüpft und aus einander hervorgehen lässt. Ich halte dies nicht für eine bloße „Meinung", der man auch eine andere gegenüberstellen könnte, sondern für eine physiologische Thatsache von außerordentlicher Tragweite, die recht deutlich zeigt, dass sich das Leben nicht ergründen lässt, wenn man es nur in seinen höchsten Formen erforscht.

Aber Möbius beruft sich auf Beobachtungen, die er an einem Infusorium, *Euplotes harpa*, gemacht habe, und die auf ein „Altern" des Bions hindeuten sollen; er beobachtete im Infusorium „auffallende Bewegungen, welche der Teilung des Mutterleibes vorangingen und offenbar zur Verjüngung der Lebenssubstanz für die Tochterindividuen dienen". Man hat bekanntlich schon mehrfach von „Verjüngungsvorgängen" bei Protozoen gesprochen, so vor allem seit Bütschli's Beobachtungen über die Konjugation der Infusorien; es ist möglich, ja wahrscheinlich, dass bei diesen die Bezeichnung in einem gewissen Sinn ganz gerechtfertigt ist, wenn man auch zur Zeit darüber noch nicht absprechen kann, indem zu Schlüssen auf die physiologische Bedeutung der betreffenden Vorgänge zuerst wohl noch eine breitere Basis unserer Kenntnisse vom rein morphologischen Verlauf derselben gehört. Vor allem muss man sich aber darüber klar sein, was mit dem Ausdruck „Verjüngung" gemeint sein soll.

Soll damit gesagt sein, dass ein oder mehrere Teile oder Organe des Tieres sich durch den Gebrauch abnutzen und deshalb durch ein Reserveorgan derselben Art von Zeit zu Zeit ersetzt werden müssen, so ist dagegen prinzipiell nichts einzuwenden; so gut bei den Metazoen die durch den Stoffwechsel verbrauchten Zellen durch junge Zellen wieder ersetzt werden können, so gut der abgenutzte Giftstachel der Nemertinen durch einen „Reservestachel“ ersetzt wird, so gut die Moleküle des Protozoons durch den Stoffwechsel verbraucht und durch neue ersetzt werden, so gut könnte auch ein ganzes Organ — oder nach dem Möbius'schen Vorschlag ein „Organulon“ der Protozoen von Zeit zu Zeit durch ein neues, inzwischen gebildetes ersetzt werden müssen, und es könnte davon die Unsterblichkeit des Individuums ganz unberührt bleiben. So hat man in der That auch die Bildung einer neuen Schale, wie sie bei einzelnen Rhizopoden beobachtet wurde, eine „Verjüngung“ genannt[1]. Ganz etwas anderes ist aber die Vorstellung, als ob durch irgend einen Vorgang im Innern des Bions seine erlöschende Lebenskraft — um mich einmal kurz so auszudrücken — wieder neu angefacht werde. Diese Vorstellung liegt aber bewusst oder unbewusst dem Ausdruck „Verjüngung“ häufig und speziell auch in dem Möbius'schen Aufsatz zu grunde. Wenn die Lebenskraft im physiologischen Sinne, — d. h. also die zum Ablauf der Lebensfunktionen erforderliche Zusammensetzung des Körpers — bei den Einzelligen in ähnlicher Weise durch die Lebensprozesse verloren ginge, wie dies bei den Vielzelligen thatsächlich der Fall ist, dann könnte sie unmöglich durch irgend einen noch so komplizierten Vorgang im Innern des einzelnen Tieres wieder gewonnen werden, denn wenn alle Teile des Tieres zu funktionieren aufhören, nicht aus äußerlichem Anlass, sondern weil sie nicht mehr die erforderliche chemischphysikalische Beschaffenheit dazu besitzen, dann ist das Tier tot und wird unter keinen Umständen wieder lebendig. Die Erneuerung eines Organs ist denkbar, falls der übrige Körper ein Ersatzorgan hervorbringen kann, wer aber sollte das Ganze verjüngt hervorbringen, wenn doch das Ganze schon tot ist? Wenn aber nicht das Tier als Ganzes durch das Leben abgenutzt und unbrauchbar wird, sondern nur in einzelnen Teilen, dann liegt eben der vorher besprochene Fall vor.

Der Gedanke, dass die Konjugation der Einzelligen dem Befruchtungsvorgang der Vielzelligen entspreche, ist zuerst von Bütschli begründet worden, und wird heute wohl der Anschauung der meisten Biologen entsprechen. Er hat in neuerer Zeit wiederholte und sehr entschiedene Vertretung gefunden und ist verknüpft worden mit der Deutung beider Prozesse als „Verjüngungsvorgänge“. So steht Victor Hensen[2]), bekanntlich ebenso aus-

1) Jikeli, Ueber die Kopulation von Difflugia. Zool. Anzeiger 1884.
2) „Physiologie der Zeugung“. Leipzig 1881.

gezeichnet als Morphologe wie als Physiologe, auf diesem Boden und sieht in beiden Vorgängen ein periodisches Anfachen der abnehmenden Lebensenergie. Er vermutet, dass ohne diese Verjüngung die Fortpflanzung der Lebewesen ins Stocken geraten und schließlich ganz aufhören würde, und hält deshalb die Konjugation, resp. die Befruchtung für einen fundamentalen Lebensvorgang, der schon im Beginn des irdischen Lebens vorhanden gewesen sein müsse. Auch Eduard van Beneden vertritt schon seit einer Reihe von Jahren diese Ansicht und hat sie kürzlich in einem an bedeutungsvollen Beobachtungen und glänzenden Gedanken reichen Werke [1]) aufs neue entwickelt; er sagt gradezu: „la fécondation est la condition de la continuité de la vie. Par elle le générateur échappe à la mort."

Obgleich auch ich Konjugation und Befruchtung für entsprechende Vorgänge halte, so kann ich doch der Ansicht der genannten Forscher in bezug auf die Bedeutung dieser Vorgänge nicht zustimmen. So sehr ich die Gründe zu schätzen weiß, welche für ihre Ansicht ins Feld geführt werden können, so scheinen sie mir doch nicht auszureichen, um Konjugation und Befruchtung in dem Sinn als fundamentale Vorgänge hinzustellen, wie es diese Forscher meinen. Ich erkenne in ihnen zwar auch höchst bedeutungsvolle und tief greifende Vorgänge, die gewiss schon sehr früh in der phyletischen Entwicklung der Organismen aufgetreten sind, sehe aber keinen Grund, sie als die unerlässlichen Bedingungen für die Fortdauer des Lebens auf der Erde zu betrachten; ich sehe in ihnen keine Verjüngungsvorgänge in diesem Sinne.

Es würde mich zu weit führen, wollte ich an dieser Stelle die Gründe ausführlich darlegen, die mich verhindern, Hensen und van Beneden in ihrer Deutung beizustimmen und ihnen meine eigne Ansicht von der Bedeutung der Konjugation und Befruchtung gegenüberzustellen, — ich muss mich hier darauf beschränken, diese Frage nur soweit zu berühren, als sie sich auf das Problem der Unsterblichkeit der Einzelligen bezieht. Man könnte mir offenbar einwerfen, dass eben grade die Existenz der Konjugation ein Beweis dafür sei, dass die Einzelligen eigentlich auch dem Tode verfallen seien und nur durch das Mittel der Konjugation wieder verjüngt und zu weiterem Leben befähigt würden. Gegen diesen Gedanken lässt sich aber ein ganz strenger Beweis führen unter der von Bütschli, Balbiani, Hensen und Rolph [2]) vertretenen, und durch van Beneden's neueste Entdeckungen noch wahrscheinlicher gemachten Voraussetzung, dass Konjugation und Befruchtung entsprechende Vorgänge sind. Wenn dies nämlich so ist, dann kann in keinem Fall

1) „Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire", Gand u. Leipzig 1883.

2) „Biolog. Probleme".

die Konjugation ein Vorgang sein, der dem Tode vorbeugt, weil nämlich der einzige physiologische Tod, den wir kennen, — der der höheren Organismen — nicht in die Periode der Befruchtung fällt, sondern vielmehr an das entgegengesetzte Ende der Entwicklung des Individuums [1]). Die Befruchtung verhindert durchaus nicht den Tod des Individuums, vielmehr ist sie der erste Schritt dazu, insofern sie erst die Grundbedingung zur Entwicklung des Individuums erfüllt. Erst durch die Befruchtung wird das Individuum gesetzt, das später sterben muss, der Befruchtungsprozess hebt also den Tod nicht auf, sondern er bedingt ihn vielmehr.

Nun meint allerdings Hensen, die Befruchtung wirke „belebend", und in gewissem Sinne ist das ja auch ganz richtig; wir sehen ja, dass die Eizelle erst durch die Vereinigung mit der Samenzelle den neuen Organismus hervorbringt. Wenn aber weiter gesagt wird: „Durch die normale Befruchtung wird der Tod vom Keim und dessen Produkten ferngehalten", so kann ich dies nicht zugeben, falls damit der „natürliche" Tod gemeint sein sollte. Denn wenn die Eizelle abstirbt, falls sie unbefruchtet bleibt, oder wenn die Samenzelle stirbt, falls sie keine Eizelle erreichen kann, so ist das sicherlich nicht der physiologische, d. h. der aus ihrem Entwicklungsgang resultierende Tod, sondern ein accidenteller Tod, ein Tod, der lediglich aus äußeren Ursachen erfolgt, aus der Nichterfüllung gewisser äußerer Lebensbedingungen. Die Struktur der Samenzelle ist eben eine solche, dass sie nur dann weiter leben und sich entwickeln kann, wenn ihr die Bedingung der Vereinigung mit einer Eizelle erfüllt wird, ganz so, wie die meisten tierischen Individuen nur dann weiter leben und sich entwickeln können, wenn ihnen Nahrung zu gebot steht oder Sauerstoff zur Atmung. So wenig wir von normalem Tod sprechen, wenn ein Tier verhungert, so wenig können wir das Absterben von Samen- oder Eizelle bei Ausbleiben der Befruchtung einen normalen Tod nennen [2]). Es ist ein zufälliger Tod, wie er an jeder Stelle der Entwicklung des Individuums eintreten kann, während der physiologische Tod nur an einer ganz bestimmten

1) Ich habe absichtlich die parthenogenetische Entwicklung hier und später ganz bei Seite gelassen. Es schien mir weder nöthig noch nützlich, die Entwicklung obiger Gedanken damit zu belasten, an deren Beweiskraft durch ihre Herbeiziehung doch nichts geändert worden wäre.

2) Damit soll nicht etwa gesagt sein, dass die Befruchtung ein Ernährungsvorgang sei, wie Rolph meint. Von Ernährung kann wohl nur da geredet werden, wo die Substanz eines Wesens von dem andern assimiliert, d. h. in seine eigne Leibessubstanz verwandelt wird Dies geschieht aber nicht beim Befruchtungsvorgang, vielmehr verschmelzen hier wie bei der Konjugation nur zwei spezifisch gleichartige Plasma-Körper miteinander — falls wenigstens unsere heutige Vorstellung von diesen Vorgängen eine richtige ist.

Stelle der Entwicklung auftreten kann, da er ja eben das Resultat der Entwicklung selbst ist. Diese Stelle ist aber nicht der Befruchtungsmoment.

Somit kann unmöglich in der Befruchtung ein Vorgang gesehen werden, der dem Tod entgegenwirkt, und wenn die Konjugation das Analogon der Befruchtung ist, so kann auch in dieser nicht ein Mittel gegen den Tod liegen, sie kann keine „Verjüngung“ im Sinne einer Erhaltung der sonst erlöschenden Lebensenergie sein.

Wenn nun aber selbst die Konjugation nicht in diesem Sinne aufgefasst werden kann, wie viel weniger jene Vorgänge, welche nach Möbius sich im einzelnen Individuum vor seiner Teilung abspielen. Es scheint mir undenkbar, dass ein Bion, welches altersschwach geworden ist, sich aus sich selbst heraus wieder sollte verjüngen können. Vermöchte es das, so wäre es vorher nicht wirklich altersschwach gewesen, denn der Begriff des Alters schließt die Notwendigkeit des physiologischen Todes ein, und ein Bion, welches die Fähigkeit besitzt, aus sich selbst heraus diese Notwendigkeit zu beseitigen, ist eben nicht sterblich, sondern unsterblich. Damit greife ich natürlich nicht die Möbius'sche Beobachtung an *Euplotes* an, sondern nur ihre Deutung. Man wird mit Recht gespannt sein dürfen auf die genauere Mitteilung dieser Beobachtung, die in jedem Falle volles Interesse beanspruchen kann. Eine Periodizität in den Aeußerungen der Lebensenergie zeigt sich ja auch sonst bei Protozoen ebenso deutlich als im Schlaf und Wachen mancher Metazoen. Erst neulich hat Jikeli[1]) darauf aufmerksam gemacht, dass während der Konjugation gewisser Infusorien und Rhizopoden ein „Stadium gesunkener Lebensenergie“ auftritt, ein Zustand, in dem die Tiere in hochgradige Unempfindlichkeit versinken. Es wäre ja denkbar, dass die Möbius'sche Beobachtung in ähnlicher Weise als periodisches Ab- und Wiederanschwellen der Lebensenergie zu verstehen wäre. Nach den bis jetzt vorliegenden kurzen Andeutungen scheint es sich indess eher um eine ähnliche Beobachtung zu handeln, wie sie A. Gruber seiner Zeit an *Euglypha* gemacht hat. Bei diesem in einer eiförmigen Schale steckenden Wurzelfüßer tritt eine rotierende Bewegung der Leibessubstanz ein, kurz ehe die Teilung des Tieres in zwei gleiche Hälften vollzogen ist, so dass also die Hauptmasse der Leibessubstanz eine Zeit lang durch beide Teilhälften hindurch zirkuliert. Ich hatte kürzlich wieder Gelegenheit, diesen merkwürdigen Vorgang zu beobachten, und ich wüsste nichts anzuführen, was berechtigte, ihn in dem eben angedeuteten Sinn als ein periodisches Anschwellen der Lebensenergie zu deuten. Halten wir uns an das Thatsächliche, so bewirkt er eine möglichst gleichmäßige Mischung der Gesamtmasse des Doppeltiers, und dies scheint mir — wie ich früher bereits her-

1) „Zoologischer Anzeiger“ 1884. Nr. 174 u 176.

vorhob — einen wertvollen Beweis dafür zu enthalten, dass die beiden Teilhälften des Tieres physiologisch gleichwertig sein müssen, dass nicht etwa die eine „gealtertes“ Protoplasma enthält, die andere „verjüngtes“. Ich glaube, man darf es jetzt als eine feststehende Thatsache betrachten, dass die gewöhnliche Zweiteilung der Einzelligen physiologisch gleichwertige, also gleich lebensfähige Individuen aus sich hervorgehen lässt, dass in der That — wie ich es früher ausdrückte — keiner der Sprösslinge der ältere, keiner der jüngere ist. Schwerlich war dies so ohne weiteres selbstverständlich; ich wenigstens würde nicht gewagt haben, die Protozoen schlechthin als unsterblich zu bezeichnen, wenn nicht diese Thatsache vorgelegen hätte. Was hätte man gegen die Vermutung sagen wollen, dass stets die eine Teilhälfte aus älterem Protoplasma bestehe, das durch die Prozesse des Lebens von einer Teilung zur andern immer mehr abgenutzt werde, bis es schließlich die Fähigkeit zur Teilung ganz verliere und einem physiologischen Tod verfalle?

Man könnte übrigens trotz *Euglypha* auch jetzt noch manche Einwürfe gegen die hier vertretene Anschauung vorbringen, und es wundert mich, dass dies nicht längst geschehen ist; zunächst gegen die Gleichaltrigkeit der Teilstücke. Grade bei *Euglypha*, überhaupt bei vielen beschalten Wurzelfüßern, sind die Teilhälften wirklich ungleich, sobald man die Schale mit in betracht zieht. Denn die Schale reicht nur für die eine Teilhälfte hin, die andere aber bekommt eine neue Schale, die in sehr merkwürdiger Weise in Form einzelner Plättchen im Innern der alten hergestellt und dann während der Teilung auf der aus der alten Schale hervortretenden Teilhälfte ausgebreitet wird. Wenn sich die Sprösslinge trennen, kann man sie sehr wohl von einander an der hellern und dunklern (alten) Schale unterscheiden. Aehnliches lässt sich bei manchen Infusorien beobachten, so z. B. bei den Vorticellinen der Gattung *Cothurnia*. Man könnte nun einwerfen, dass die ältere Schale sich allmählich abnützen müsse, dass sie unmöglich die Festigkeit und Dauerhaftigkeit besitzen könne, um durch Millionen und aber Millionen Generationen hindurch unverändert auszuhalten, dass somit das von ihr eingeschlossene Bion schließlich doch einmal dem Tode verfallen müsse, folglich nicht unsterblich sein könne. Ich will ganz davon absehen, dass möglicherweise das Tier die alte, sich abnützende Schale durch Ausscheidung von innen her verdicken, ja sich einfach eine neue Schale bilden könnte[1]), — der ganze Einwurf ist deshalb nicht stichhaltig, weil das Tier, sollte es wirklich durch die allmählich eintretende Ab-

1) Wie dies durch Claparède und Lachmann bei *Arcella* beobachtet wurde. Vergl. Bütschli in Bronn's „Klassen und Ordnungen“. Rhizopoden S. 180.

nützung seiner Schale zu grunde gehen, einem künstlichen Tod verfallen wäre, wie die Millionen seines Geschlechts, die von anderen Tieren gefressen werden oder durch Trocknis u. s. w. zu grunde gehen. Als ein natürlicher, d. h. als ein im Wesen des Organismus selbst begründeter Tod könnte dies niemals gelten. Uebrigens ist doch auch nicht zu vergessen, dass, wenn nicht bei allen, so doch bei einer sehr großen Zahl von Protozoen unbeschalte oder aber encystierte Zustände mit den beschalten abwechseln, so dass die alten Schalen nach längerer oder kürzerer Zeit nicht mehr benutzt werden.

In ähnlicher Weise könnte man auch versuchen, die höheren und kompliziert gebauten Infusorien zum Beweis gegen die Unsterblichkeit derselben heranzuziehen. Bei der Fortpflanzung durch Querteilung ergänzt sich, wie schon erwähnt, jede Hälfte zum Ganzen; verfolgt man nun eine der beiden Hälften weiter, ich will sagen die vordere, so teilt diese sich später wieder, und zwar so, dass ihre neugebildete Hinterhälfte sich durch eine neue Vorderhälfte zu einem neuen Bion ergänzt. Dieses Bion dritter Generation besteht also dann aus einer ganz neuen Vorder- und aus einer erst eine Generation alten Hinterhälfte, es wird somit wohl alle Griffel, Borsten, Wimpern, Haken, welche der Art eigentümlich sind, noch in völlig intakter Vollkommenheit besitzen. Anders bei demjenigen Sprössling, der sich aus jener Vorderhälfte zweiter Generation ergänzt hat; er ist nur in seiner Hinterhälfte neu, und von seinen Teilsprösslingen wird wiederum derjenige, der sich aus dem Vorderleib ergänzt, den mindestens drei Generationen alten, möglicherweise aber auch weit ältern Vorderleib beibehalten, und dieser Vorderleib würde, da er einem natürlichen Tod nicht verfällt, vielmehr bei jeder neuen Teilung sich wieder durch eine neue Hinterhälfte ergänzt, in alle Ewigkeit fortleben können! Dabei aber müssten sich notwendig die demselben eigentümlichen Griffel, Haken und Borsten abnützen, und falls sie von Wichtigkeit für das Leben des Tieres sind, müsste dieses dadurch früher oder später dem Tode verfallen. Dagegen ist aber erstens zu bemerken, dass eine Regeneration abgebrochener Borsten etc. bei den Infusorien durchaus nicht ausgeschlossen ist, und zweitens, dass ein Tod infolge solcher äußerer Unvollkommenheiten wiederum kein natürlicher Tod wäre, sowenig als der Tod eines Menschen, dem der Verlust seiner Augen das Aufsuchen von Nahrung oder die Verteidigung gegen einen Feind unmöglich macht. Zu allem Ueberfluss kommt aber auch hier wieder in betracht, dass ein Einschmelzen jener Wimpern, Borsten und sonstigen Fortsätze periodisch d. h. nach einer Reihe von Generationen immer wieder einzutreten scheint, oft verbunden mit Encystierung, sodass also diese Organe immer wieder von Zeit zu Zeit ganz neu gebildet werden, und schließlich sterben ja alle Protozoon-Arten durch accidentellen Tod, durch

Vertrocknen, Einfrieren, Gefressenwerden in so ungeheuren Massen, dass die Wahrscheinlichkeit sehr langer Erhaltung solcher alter Teilhälften eine sehr geringe ist.

Nr. 22.

Nicht so leicht sind die Einwürfe zu beseitigen, welche man gegen die Gleichwertigkeit der Teilsprösslinge in den Fällen von „Knospung" machen könnte. Die Fortpflanzung der Einzelligen ist ja nicht immer eine Teilung in zwei gleiche Hälften. Besonders bei den Acineten, den wimperlosen, festsitzenden Infusorien mit Saugfüßchen, spielt die Knospung eine große Rolle; ein oder mehrere Stücke schnüren sich von dem großen Körper des Muttertieres ab und schwimmen mittels Wimperkranzes davon, um sich anderwärts festzuheften und zur Acinete sich umzuwandeln. Hier kann Mutter und Tochter unterschieden werden, nicht nur der Größe, sondern auch

dem Bau nach, die Mutter geht auch nicht in die Töchter ganz auf, sondern sie bleibt in ihrer ursprünglichen Gestalt bestehen. Hier könnte man an ein Altern denken, an eine allmähliche Abnahme der Fähigkeit neue Knospen hervorzubringen, schließlich an einen natürlichen Tod. Dass die Knospung vielmals in kurzen Zeiträumen sich wiederholen kann, ist zwar bekannt, aber der Beweis wäre noch zu führen, dass diese Fortpflanzung bei demselben Tier unbegrenzt fortdauern kann. Es wäre also nicht unmöglich, wenn wohl auch nach den Erfahrungen bei den andern Protozoen unwahrscheinlich, dass hier ein Fall von Sterblichkeit eines Protozoons vorläge.

Gesetzt nun, es sei so, es ließe sich nachweisen, dass eine Acinete auch bei guter Ernährung nur eine gewisse Zeit hindurch Schwärmsprösslinge hervorbringe und dann aus innern Ursachen absterbe, so würde dies lehren, dass es bei gewissen Einzelligen schon zur Einrichtung eines physiologischen Todes gekommen sei — die Unsterblichkeit der übrigen Einzelligen würde aber davon nicht berührt werden.

Ich gestehe, dass ich solche Fälle nicht gradezu für unmöglich halte. Wir kennen ja die molekulare Struktur eines einzelligen Wesens so wenig, als die einer Zelle überhaupt, wissen auch nicht, wie dieselbe durch den Stoffwechsel verändert und wieder ad integrum restituiert wird, wir können also auch a priori durchaus nicht darüber aburteilen, ob ein Zellkörper im stande ist, unbegrenzt fort zu funktionieren, oder ob ihn die Funktion allmählich aufreibt und zur Weiterfunktion unfähig macht. Unser Urteil kann somit nur auf der Erfahrung beruhen, und diese lehrt uns zwar auf der einen Seite in vielen Einzelligen unsterbliches Protoplasma kennen, auf der andern aber führt sie uns in den Körperzellen der Metazoen zahlreiche Beispiele von vergänglichen Zellen vor, die durch ihre Funktion dem Tode zutreiben und zwar häufig unabhängig vom Tode des ganzen Organismus. Die Zelle kann somit einen physiologischen Tod haben, und es wäre — wie schon gesagt — im voraus nicht zu entscheiden, ob es nicht auch einzellige Organismen gibt, die sterblich sind. Allerdings wäre dies nur in der oben angedeuteten Weise denkbar, dass das Muttertier mehrere oder viele Teilsprösslinge hervorbrächte und dann erst abstürbe, nicht aber so, dass bei jeder Zweiteilung die eine Hälfte dem Tode verfiele, denn dies würde die Vermehrung ausschließen; eine Vermehrung ist aber nicht nur theoretisches Postulat, sondern kann auch durch die Erfahrung überall festgestellt werden. Sollte nun irgendwo bei Einzelligen eine solche Art von natürlichem Tod vorkommen, so würde derselbe doch immer nur eine entfernte Analogie mit dem Tod der Metazoen darstellen, insofern die Hauptmasse der Mutter doch stets in die Sprösslinge aufgehen müsste. Es wäre also gewissermaßen nur ein unbrauchbarer Rest, der bei der Fortpflanzung ausgestoßen würde und unfähig wäre, weiter zu leben.

Vielleicht sind die Erscheinungen der Keimbildung bei manchen Gregariniden und verwandten Wesen in diesem Sinne zu deuten. Hier teilt sich nämlich nicht immer die Gesamtmasse des Tieres in zahlreiche, kleine Sprösslinge (Keime, Sporen), sondern ein Teil der Substanz des Muttertiers bleibt zuweilen unverbraucht und scheint später zu grunde zu gehen. Freilich zeigt anderseits das Vorkommen solcher Arten, bei welchen die Gesamtmasse des Körpers in die Sporenbildung völlig aufgeht, dass der ersterwähnte Fall keine tiefgreifende Bedeutung haben kann, und ich bin deshalb viel mehr geneigt, den unverbrauchten Rest des Muttertieres als eine Art von Exkret oder auch als eine Vorrichtung zur Erhaltung der Keime in der Keimkapsel anzusehen, denn als sterblichen Rest des Muttertiers[1]). Kommen doch auch besondere plasmatische Schläuche vor zur Ausleitung der Keime aus der Keimkapsel (Cyste). Auch diese gehen natürlich später zu grunde und wandeln sich nicht etwa noch nachträglich selbst in Keime um; es gibt also vergängliche, im Dienste der Keimbildung stehende Bildungen, die selbst nicht in die Keimbildung eingehen, spezielle Anpassungen an eigentümliche Lebensbedingungen. Ueberhaupt ist nicht zu vergessen, dass alle die Fälle, in welchen die Unsterblichkeit des einzelligen Organismus weniger klar hervortritt, nicht mehr die primäre Form der Fortpflanzung, die äquale Zweiteilung besitzen, sondern Fortpflanzungsformen, die von dieser abgeleitet werden müssen. Offenbar hängt die Veränderung der primären Fortpflanzungsweise hier mit veränderter Lebensweise zusammen. Sämtliche Gregariniden leben bekanntlich parasitisch im Innern der Organe anderer Tiere, oder selbst im Innern von Zellen, und die Acineten haben durch Festwachsen an einer Stelle die ursprüngliche, schwärmende Lebensweise der Infusorien aufgegeben, bedürfen also zu ihrer Verbreitung der Schwärmsprösslinge. Aber auch in diesen Fällen bleibt das Wesentliche in der Einzelligen-Fortpflanzung bestehen: das direkte Fortleben der Substanz des Muttertieres in den Tochtertieren, mit anderen Worten: die Fähigkeit dieser Substanz, unbegrenzt weiterzuleben, nicht zu altern, sich nicht durch den Stoffwechsel abzunutzen. In der Unsterblichkeit der Substanz, aus welcher der Einzelligen-Körper besteht, liegt der wesentliche und durchgreifende Unterschied von den Metazoen.

Dieser Unterschied lässt sich aber noch in einer andern, vielleicht noch schärferen Weise fassen. Ich habe mich oben bemüht zu zeigen, dass die Konjugation der Einzelligen nicht als ein Verjüngungs-

1) Vergl. die Arbeiten von Stein, Aimé, Schneider und Bütschli. Letzterer bezeichnet den „Restkörper", welcher bei der Teilung der Monocystis-Zelle in Sporen übrig bleibt, als „Ausscheidungsprodukt" gewiss mit Recht (s. Bronn's Klassen u. Ordn. Protozoën, Lief. 14, 15, 16 S. 551).

vorgang angesehen werden kann im Sinne einer Verhütung des sonst früher oder später eintretenden physiologischen Todes. Nun wird dies zwar kaum bestritten werden können, sobald man die Voraussetzung zugibt, dass Konjugation und Befruchtung analoge Vorgänge sind; allein diese Voraussetzung wird vielleicht nicht von allen zugegeben werden. Jedenfalls will ich nicht versäumen, sie noch von einer andern Seite her zu beleuchten. Schon vor langer Zeit ist von Alexander Braun[1]) die geschlechtliche Fortpflanzung als Generationswechsel aufgefasst worden; viel später kam dann ein Student der Naturwissenschaften in Graz, Hans Reitter[2]), auf denselben Gedanken, wenn er ihn auch in etwas sonderbarer Weise entwickelte; weit klarer und umfassender wurde er 1880 von Rolph[3]) durchgeführt und zuletzt hat sich auch Balbiani ihm angeschlossen[4]). Man kann die geschlechtliche Fortpflanzung als die Konjugation zweier Einzelligen betrachten, der Ei- und der Samenzelle, durch welche der Grund gelegt wird zum Aufbau eines vielzelligen Individuums, das dann seinerseits auf ungeschlechtlichem Weg wieder einzellige Individuen (Samen- und Eizellen) hervorbringt. Das, was bisher als ein Geschlechtsindividuum betrachtet wurde, wäre dann nur die geschlechtslose Amme, welche ihrerseits erst die einzellige Geschlechtsgeneration hervorbrächte, die Samen- und Eizellen, sei es dass ein und dieselbe Amme beide Arten erzeugt, sei es dass die Ammenform — wie beim Menschen und allen höheren Metazoen — dimorph ist (männliche und weibliche Individuen), und dann also entweder nur Samen- oder nur Eizellen hervorbringt.

Es wird nicht ohne Interesse sein, die Berechtigung dieser Auffassung etwas näher zu prüfen. Offenbar lässt sich nichts dagegen einwenden, wenn man die Geschlechtszellen als einzellige Wesen auffassen will; es fragt sich nur, ob eine Nötigung zu solcher Auffassung vorliegt. Rolph behauptet dies. Dadurch, dass bei der Parthenogenese der eine Fortpflanzungskörper allein, nämlich die Eizelle zum fertigen Metazoon sich entwickeln könne, sei bewiesen, das die Eizelle nicht erst durch die Befruchtung ein Individuum werde, sondern dass sie es schon vorher sei. Nun kann aber doch jede Zelle als Individuum betrachtet werden, jedenfalls kann das Kriterium, welches sie zum Individuum stempelt, nicht darin liegen, ob sich aus ihr ein Metazoon entwickelt oder nicht. Ein Infusorium, eine Amöbe sind auch Individuen, und wenn man auch von der rein morphologischen Definition des Wortes absieht, so würde es doch

1) „Ueber Parthenogenese" Abhandl. d. Berl. Akad. 1856. S. 316.

2) „Die Protosphaera-Theorie". Graz 1880.

3) „Biolog. Probleme" S. 143 u. f.

4) Vorlesungen über Protozoen, gehalten am Collège de France, publiziert im Journal de Micrographie 1881—82.

auch in physiologischem Sinn ganz freistehen, die Definition des „Individuums" so einzurichten, dass mindestens doch jede freie, d. h. nicht in Gewebsbildungen eingehende Zelle darunter begriffen werden müsste. Nahrungsaufnahme und Lokomotion brauchten nicht verlangt zu werden, da ja zahlreiche, unzweifelhafte physiologische „Individuen" vorkommen, welche das eine oder andere nicht besitzen. Mir erscheint ein solcher „Beweis" nur als ein Spielen mit Begriffen und bei Rolph zugleich als ein Abfall vom eignen Prinzip, da grade er den nur relativen Wert unserer Abstraktionen, speziell des Begriffes vom „Individuum" stark hervorhebt.

Ich würde die Frage anders stellen, nämlich so: entsprechen die Geschlechtszellen der Metazoen den einzelligen Organismen? haben sie sich aus jenen entwickelt? leiten sich ihre physiologischen Eigenschaften von jenen ab? Vielleicht ist man geneigt, diese Fragen ohne weiteres zu bejahen, indem man sagt, da die Vielzelligen sich nur aus Einzelligen entwickelt haben können, so müssen auch alle Zellen der ersteren aus dem Körper der Einzelligen herstammen, also auch die Keimzellen. Dies ist aber nur dann richtig, wenn auch die Metazoen schon in ihrer frühesten Zeit sich durch einzelne Zellen (Keime) fortpflanzten und nicht etwa bloß durch Teilung. Es wäre indess doch a priori denkbar, dass die ältesten Metazoen der Fortpflanzungszellen ganz entbehrt hätten, und dann würden sich solche erst später aus dem vielzelligen Organismus entwickelt haben und könnten folglich nicht als Abkömmlinge von Einzelligen angesehen, noch ihnen gleichgestellt werden. Nun lassen sich aber allerdings zahlreiche Gründe anführen, warum dies nicht so gewesen sein kann. Rein theoretische Argumente, wie z. B. die These von der Unentbehrlichkeit geschlechtlicher Fortpflanzung, dürfen zwar hier nicht mitsprechen, da bei ihnen irgend ein verborgener falscher Faktor das Fazit der Rechnung trüben könnte, aber einmal besitzen nicht nur die niedersten Metazoen schon die Fortpflanzung durch einzellige Keime, sondern sämtliche niederste, vielzellige Organismen, die wir überhaupt kennen, rechne man sie den Tieren oder den Pflanzen zu. Wohl sind nur ganz wenige Zwischenformen zwischen Protozoen und den eigentlichen aus Keimblättern sich entwickelnden Metazoen uns bisher bekannt geworden, und diese wenigen sind in bezug auf ihre phyletische Abstammung unsicher, allein auch die Vielzelligen, deren einzelne Zellen gleichartig sind, die „Homoplastiden" Götte's, besitzen alle die Fortpflanzung durch Keime, d. h. durch einzelne Zellen und nicht bloß eine Vermehrung durch Teilung der ganzen Zellkolonie. Es liegt durchaus kein Grund zu der Annahme vor, dass sich dies geändert haben sollte, als die Homoplastiden sich zu Heteroplastiden weiter differenzierten, vielmehr lässt die Allgemeinheit der Fortpflanzung durch einzellige Keime darauf schließen, dass sie eine funda-

mentale Bedeutung hat, und dass es keine Periode in der Entwicklung der Vielzelligen und keine größere Gruppe derselben je gegeben hat, welche der Fortpflanzung durch solche Keime ganz entbehrte. Ist dies aber so, dann leiten sich die Keimzellen der Metazoen allerdings direkt von den einzelligen Organismen her, sind entstanden dadurch, dass Arbeitsteilung in einer Homoplastiden-Kolonie die Zellen in Körper- und Fortpflanzungszellen schied; dann entsprechen also auch die Keimzellen der Metazoen den einzelligen Organismen, d. h. sie leiten ihre Fähigkeit, den ganzen Organismus hervorzubringen, von jenen ab.

Daraus allein aber geht noch nicht die Berechtigung hervor, die geschlechtliche Fortpflanzung der Metazoen als Generationswechsel zu betrachten. Es muss zuerst untersucht werden, ob denn auch ein wirklicher Wechsel der Generationen hier vorliegt, ob wirklich die eine Generation stets die andere hervorbringt. Dies ist aber nicht so selbstverständlich, als es scheinen könnte.

Ich suchte schon bei früherer Gelegenheit zu zeigen[1]), dass genetisch ein Gegensatz besteht zwischen dem Metazoon und seinen Geschlechtszellen, dass die spezifische Substanz (Keimplasma), aus welcher letztere bestehen, in Wahrheit nicht vom Körper des Metazoons proprio motu hervorgebracht wird, sondern dass sie vom Keim herstammt, gewöhnlich also von der befruchteten Eizelle, von welcher ein Teil unverändert übrig bleibt und nicht zum Aufbau des Metazoons selbst verwendet wird, sondern eben die Grundlage zur Bildung seiner Fortpflanzungszellen darstellt. Derselbe Gedanke, nur im reinen Cellulargewand, ist von M. Nussbaum[2]) ausgesprochen worden. Er lässt sich zunächst damit belegen, dass in manchen Fällen tierischer Entwicklung die Geschlechtszellen sich schon im Beginn oder Verlauf der Eifurchung von denjenigen Zellen absondern, welche den Tierleib selbst zu bilden haben, von den „somatischen“ Zellen. Offenbar kann in diesen Fällen die Fortpflanzung nicht als Generationswechsel aufgefasst werden. Wohl sind auch hier zwei Formen von Bionten vorhanden: das Metazoon und die Geschlechtszellen, da aber die letzteren nicht vom Metazoon hervorgebracht werden, vielmehr sich direkt von der vorhergehenden Einzelligen-Generation (dem befruchteten Ei) herleiten, so geht hier nicht abwechselnd eine Protozoon- und eine Metazoon-Generation aus einander hervor, sondern die unendliche Kette des Lebens wird von den Protozoen-Generationen allein gebildet, deren Individuen, die

1) „Dauer des Lebens“ S. 37; vergl. auch meine Schrift über „Leben und Tod“, Jena 1884.

2) „Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich“ Arch. f. mikr. An. Bd, 18. S 1 und „über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung, ein Beitrag zur Lehre von der Vererbung“ ebendas. Bd. 23.

Keimzellen, aber die Eigentümlichkeit haben, aus sich ein Metazoon hervorwachsen zu lassen. Die successive und scheinbar direkt aus einander hervorgehenden Metazoen-Individuen, z. B. die Generationen des Menschen erscheinen so gewissermaßen als Anhänge oder Abspaltungen von den Gliedern einer unendlichen Protozoen-Kette. Diese allein (die Geschlechtszellen) erhalten die Kontinuität des Protoplasmas, die Metazoen-Individuen selbst übertragen ihre Individualität nicht direkt, sie sterben.

Nun gibt es aber zahlreiche Fälle, in denen die Geschlechtszellen noch nicht wärend der Furchung oder der Embryonalbildung von den Zellen des Soma (Körpers) sich trennen, ja oft erst lange Zeit nach dem Beginn des selbständigen Lebens des aus dem Ei hervorgegangenen Individuums. Hier entstehen sie also erst im fertigen Metazoon, sie werden als Zellen von diesem hervorgebracht, und es steht also nichts im Wege, die Fortpflanzung als einen Generationswechsel in dem oben angedeuteten Sinn zu betrachten. Daran wird auch dadurch nichts geändert, dass sich — wie ich glaube — nachweisen lässt, dass der Stoff, das spezifische Keimplasma auch in diesen Fällen nicht vom Körper des Metazoons geliefert wird, sondern dass Keimplasmamoleküle vom Ei aus in die somatischen Zellen des Embryos übergehen und unter steter Vermehrung sich an denjenigen Stellen des Körpers einlagern, an welchen sie später die Geschlechtszellen formieren. Als Zellen übernimmt hier der Organismus des Metazoons die einzellige Generation nicht, sondern nur als Moleküle[1]); die unendliche Protozoenkette, welche in den vorher erwähnten Fällen in jedem Glied ein Metazoon absondert, ist hier unterbrochen, sie läuft nicht mehr in sichtbarer Zellengestalt durch die Metazoenindividuen hindurch, sondern löst sich in jedem jungen Metazoon zunächst in Moleküle auf, die sich im Körper zerstreuen und erst wieder zu einzelligen Individuen, d. h. zu Geschlechtszellen sammeln.

Diese Art der Erzeugung von Geschlechtszellen ist zunächst nur für die Hydroiden nachgewiesen[2]), d. h. für Tierformen, deren geschlechtlich erzeugte Individuen meist noch keine Geschlechtszellen hervorbringen, sondern sich ungeschlechtlich durch Knospung vermehren und oft zu sehr großen Tierstöcken heranwachsen, ehe die geschlechtliche Fortpflanzung eintritt. Es lässt sich verstehen, warum hier die Abspaltung des Keimplasmas, welches für die Geschlechts-

---

1) Genauer gesprochen sollte es wohl heißen „Molekül-Gruppen" oder nach Nägeli's Vorgang „Micelle"; doch lasse ich absichtlich die Frage nach dem feinsten Bau des Keimplasma's hier ganz aus dem Spiel, wie denn auch der Ausdruck „Keimplasma" selbst nur im allgemeinen die Keimsubstanz bezeichnen soll, ohne Etwas darüber auszusagen, in welchem Theil der Zelle, ob im Kern oder im Zellkörper, oder in Beiden dieselbe zu suchen sei.

2) Weismann, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.

zellen bestimmt ist, nicht schon während der Bildung des Embryos geschieht — die Geschlechtszellen kommen eben sehr viel später erst zur Verwendung; es lässt sich aber auch einsehen, dass die Reservierung bloßer Keimplasma m o l e k ü l e anstatt Keimplasma z e l l e n in diesem Falle bedeutende Vorteile gewährte, indem dadurch eine Zerstreuung des zuerst noch minimalen Keimplasmavorrats durch den ganzen Tierstock hindurch möglich wurde, und so unter allmählicher Vermehrung des Keimplasmas zur gegebenen Zeit Geschlechtszellen in hunderten von Geschlechtsindividuen des Stockes gleichzeitig gebildet werden konnten.

Soweit nun die bis jetzt bekannten Thatsachen zu blicken uns erlauben, ist eine so späte Trennung der Keimzellen von den somatischen Zellen im T i e r r e i c h weniger verbreitet als die zuerst erwähnte Art der Keimzellenbildung; bei allen Wirbeltieren erfolgt die Trennung der Keimzellen von den somatischen Zellen schon während der Embryonalentwicklung, bei den Insekten, einem Teil der Crustaceen, verhält es sich ebenso, bei vielen Würmern, Echinodermen, Mollusken dagegen sind die Larven noch ohne jede Spur von Geschlechtszellen, sie werden demnach erst später differenziert. Man sieht also, dass die Zeit der Abspaltung der Keimzellen verschiebbar ist, und dass sie je nach den Umständen aus dem Beginn der Eifurchung bis in die Bildung der Keimblätter, oder des Embryo, oder bis in das freilebende Bion, oder selbst bis in spätere Generationen von Bionten verschoben wird, welche durch fortgesetzte Knospung aus jenem ersten hervorgehen.

Wenn es sich nun darum handelt, ob die geschlechtliche Fortpflanzung der Metazoen als Generationwechsel zu betrachten ist oder nicht, so hängt die Entscheidung einfach daran, ob es das Metazoenbion ist, welches die Geschlechtszellen hervorbringt oder das befruchtete Ei selbst. Im erstern Fall haben wir Generationswechsel, im zweiten aber eine Kette von Protozoengenerationen mit angehängten Metazoenbionten. Wenn man also nur eine r e i n f o r m a l e Entscheidung sucht, so wird es sich darum handeln, zunächst zu bestimmen, i n w e l c h e m M o m e n t d e r E m b r y o n a l g e n e s e d a s M e t a z o o n b e g i n n t. Das ist nun nicht bestimmt zu sagen, und ist auch gar nicht überall gleich. Zum Begriff des Metazoons gehört nicht nur eine durch Arbeitsteilung differenzierte Zellenkolonie, sondern auch die Spaltung derselben in zwei Keimblätter. Der Moment der Keimblattbildung wäre also maßgebend. Nun sind aber in vielen Fällen schon die zwei ersten Furchungskugeln in dem Sinne differenziert, dass aus der einen das äußere, aus der andern das innere Keimblatt hervorgeht, und es fragt sich, ob man in diesen Fällen schon die beiden ersten Furchungskugeln als Metazoon gelten lassen will. In vielen andern Fällen beginnt die Differenzierung des Keimblättermaterials erst viel später in der Embryonalgenese. Immerhin würde man mit

Zugrundelegung dieser Definition vom ontogenetischen Anfang des Metazoons so ziemlich die meisten Metazoen früher entstehen sehen als ihre Geschlechtszellen, mithin ihre geschlechtliche Fortpflanzung als Generationswechsel zu betrachten haben. Doch gibt es davon Ausnahmen, so z. B. die Zweiflügler unter den Insekten, bei denen die Keimzellen sich vor der Anlage der Keimhaut, ja schon bei der ersten Teilung der Eizelle vom zukünftigen Leib des Metazoons absondern, bei diesen also wäre die geschlechtliche Fortpflanzung jedenfalls kein Generationswechsel. Vielleicht ließen sich auch die Daphniden ihnen beigesellen, da bei ihnen sich die Keimzellen sehr früh, wenn auch erst in späteren Stadien der Furchung abspalten.

Nun ist aber offenbar die physiologische oder biologische Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung bei den Dipteren, Daphniden u. s. w. genau dieselbe wie bei den übrigen Metazoen, und wir würden so in die Lage versetzt, einen Vorgang von gleicher Bedeutung mit verschiedenen Namen zu nennen und in verschiedenen Kategorien unterzubringen. Dies wäre um so sonderbarer, als die frühe Abtrennung der Keimzellen bei Dipteren und Daphniden aller Wahrscheinlichkeit nach eine sekundär erworbene Einrichtung ist, vielleicht mit der sehr früh beginnenden Fortpflanzung dieser Arten zusammenhängend. Wir stoßen hier wieder auf die Unzulänglichkeit unserer Begriffe und Abstraktionen. Grade beim Generationswechsel tritt das ganz besonders hervor; wird doch immer noch darüber getritten, ob man die Fortpflanzung mancher Tierformen, z. B. der Bandwürmer als Generationswechsel zu betrachten habe oder nicht, und ist doch die kategorische Entscheidung dieser Frage einfach unmöglich, weil der Begriff der „Generation" nicht überall in der Natur scharf ausgebildet vorhanden ist, und weil bei den Bandwürmern alle möglichen Zwischenstufen zwischen einfacher Metamorphose (*Caryophyllaeus*) und scharf ausgesprochenem Generationswechsel (*Coenurus*) vorkommen.

Ganz ähnlich verhält es sich bei der Frage nach der formalen Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung. Auf der einen Seite stehen die Hydroiden und Phanerogamen, bei welchen kein Zweifel sein kann, dass die Keimzellen erst vom Metazoon selbst abgeschieden werden, auf der andern Seite die Dipteren und Daphniden, bei welchen ihre Abtrennung der Bildung des Metazoons vorausgeht, und zwischen beiden würden sich wohl zahlreiche Zwischenfälle geltend machen lassen, welche man je nach der Definition, welche man für den Heteroplastidenorganismus annimmt, zu der ersten oder der zweiten Gruppe zählen könnte. Jedenfalls haben wir hier überall den scheinbaren Wechsel einzelliger und vielzelliger Generationen, mögen die ersteren nun direkt oder indirekt auseinander hervorgehen, und in diesem Sinn können wir allerdings sagen: die geschlechtliche Fortpflanzung der höheren Organismen sei eine Art von Generationswechsel.

Ist aber dieser Generationswechsel die primäre Form

der geschlechtlichen Fortpflanzung der Heteroplastiden? Wenn man nur die heutigen Metazoen ins Auge fasst, wird man geneigt sein, diese Frage zu bejahen, denn bei der größten Mehrzahl der Metazoen bilden sich die Keimzellen erst im Metazoon, und bei den wenigen, wo sie schon vor ihm entstehen, beruht dies wahrscheinlich auf einer sekundären, zeitlichen Verschiebung. Dennoch glaube ich, dass es sich umgekehrt verhält, und dass die primäre Form der geschlechtlichen Fortpflanzung kein Generationswechsel war.

Wenn man die vielzelligen Organismen von den einzelligen herleitet — und eine andere Ableitung gibt es nicht —, so müssen die ersten Vielzelligen „Homoplastiden" im Sinne Götte's gewesen sein, d. h. Zellkolonien, deren einzelne Zellen noch gleich waren und sowohl die Ernährung als die Fortpflanzung vermittelten. Als dann später Arbeitsteilung eintrat, werden Heteroplastiden entstanden sein, d. h. Zellkolonien, bei welchen mindestens zweierlei verschiedene Zellen vorhanden waren, Keimzellen und somatische Zellen. Die Keimzellen dieser Urheteroplastiden allein bewahrten die Fähigkeit, das Ganze wieder hervorzubringen, sie überdauerten den Zerfall des Körpers, um dann wieder — sei es nach Konjugation mit einer andern Keimzelle, sei es vielleicht auch ohne eine solche — einen Furchungs- oder Teilungsprozess einzugehen, der zur Bildung einer neuen Zellkolonie führte. Dabei muss sich von vornherein Keimplasma und somatisches Plasma in Zellenform getrennt haben, jedenfalls müssen schon die ersten Furchungskugeln teilweise Fortpflanzungszellen gewesen sein, da ja bei den homoplastidischen Vorfahren alle Zellen der Kolonie Fortpflanzungszellen waren, und die Differenzierung zu Heteroplastiden darin bestand, dass ein Teil der Koloniezellen die Fähigkeit der Fortpflanzung verlor. Zellen aus Keimplasma müssen also bei diesen Urheteroplastiden schon im Beginne der Ontogenese aufgetreten sein — von einem Generationswechsel kann also hier nicht geredet werden, viel eher etwa von einer Art Knospung, insofern hier jeder befruchtete Keim durch Zellteilung ein Metazoensoma aus sich hervorknospen lässt, ohne darin ganz aufzugehen. Doch auch hier entspricht der konventionelle Begriff nicht genau dem Vorgang selbst, weil man von Knospung nur da zu reden gewohnt ist, wo es sich um Bionten gleicher Ordnung handelt, während wir es hier mit einem einzelligen Bion (der Keimzelle) zu thun hätten, welches ein mehrzelliges hervorknospen ließe. Denselben Einwurf könnte man freilich auch der Auffassung der sexuellen Fortpflanzung als Generationswechsel machen.

Mag man nun aber die besprochenen Erscheinungen unter die genannten Begriffe subsumieren oder nicht, soviel scheint mir sicher, dass vom phyletischen Anfang der Metazoen an aufwärts die Fortpflanzung durch Keime darauf beruht, dass diese die Träger

jenes unsterblichen Protoplasmas sind, welches auch die Grundlage des Körpers der Einzelligen ausmacht und welches allein die Kontinuität des Lebens, die phyletische Entwicklung der Lebensformen aus einander ermöglicht, weil es allein die Fähigkeit besitzt, zu leben, ohne sich abzunützen. Auch da, wo die Keimzellen sich erst spät im gereiften Organismus differenzieren, stammt ihr spezifisches Plasma von der Eizelle, steht also in Kontinuität mit der unendlichen Plasmakette, welche von der ersten Entstehung des Lebens an durch die Protozoen zu den Metazoen emporführte. Mag die Trennung der Keimzellen und Körperzellen in der Ontogenese früher oder später geschehen, die Kontinuität des Keimplasmas bleibt immer gewahrt, und so wird man denn nicht irre gehen, wenn man die Fortpflanzung der Protozoen der Fortpflanzung der Metazoenkeimzellen durch Teilung gleichstellt, die Metazoenbionten selbst aber gewissermaßen als Knospen dieser Keimzellen auffasst. Diese Knospen sind vergänglich, sie verfallen dem Tod, das Keimplasma aber ist unvergänglich, es erneut und vermehrt sich in jeder neuentstandenen Metazoonknospe und bildet die unsterbliche Grundlage, von welcher immer neue Generationen von Metazoenbionten hervorwachsen. In dieser Kontinuität des Keimplasmas liegt offenbar die Lösung des Rätsels von der Vererbung der Metazoen, welches von dem alten Standpunkt aus unlösbar ist, von dieser Auffassung aus aber bis zu demselben Punkt klar liegt wie bei den Protozoen. Bei diesen gibt es — wie schon erwähnt — keine zeitlich von einander abgegrenzten Individuen, sondern das räumlich wohl abgegrenzte Bion geht zeitlich in Vorgänger und Nachfolger über, ist also in gewissem Sinne dasselbe Individuum und übernimmt folglich auch alle Abänderungen in Form und Zusammensetzung, welche sein Vorgänger etwa erlitten hat.

Wenn nun aber der Teilungsprozess des Protozoons und der Furchungsprozess des Metazoeneies sich entsprechen, dann müssen auch die Vorgänge der Konjugation und der Befruchtung analog sein, denn sie leiten die Teilung bezw. die Furchung ein. Sie entsprechen sich auch insofern, als sie nicht unerlässliche Bedingung zum Eintritt der Fortpflanzung sind: nicht einer jeden Teilung eines Protozoons geht eine Konjugation voraus, und das Metazoenei entwickelt sich in manchen Fällen (Parthenogenese) ohne vorhergegangene Befruchtung. Wenn aber Konjugation und Befruchtungsprozess sich entsprechen, dann kann auch die Konjugation nicht die Bedeutung eines „Verjüngungsvorganges" im Sinne einer Vermeidung des Todes haben, da — wie oben schon gezeigt wurde — der einzige physiologische Tod, den wir kennen, nicht die Keimzellen vor ihrer Vereinigung betrifft, sondern das Metazoon am Ende seiner Entwicklungsbahn. Einen Grund zu der Vermutung, es möchte in der Konjugation und dem Befruch-

tungsvorgang ein „Verjüngungs“-Vorgang in dem genannten Sinn verborgen liegen, könnte man deshalb nur in der Häufigkeit und der weiten Verbreitung dieser Vorgänge finden, in Verbindung mit der nicht weiter begründbaren Ansicht, dass der Lebensprozess, um unbegrenzt anzudauern, einer besondern „Verjüngung“ seines Substrats bedürfe. Da diese Ansicht aber offenbar lediglich aus der Erfahrung herstammt, dass die höheren Organismen dem Tode verfallen, dieser Tod aber der einzige ist, den wir kennen, und weder durch Befruchtungsprozesse beseitigt werden, noch überhaupt mit einem Stadium aus der Entwicklung der Einzelligen oder der Keimzellen parallelisiert werden kann, so wüsste ich nicht, womit man sie noch ferner stützen wollte. Will man aber dennoch daran festhalten, so muss man wenigstens zugeben, dass der „Tod“, von dem man annimmt, dass er durch die Konjugation bezw. die Befruchtung beseitigt werden müsse, gänzlich unbekannt ist und nichts mit demjenigen Tod zu thun hat, den wir kennen: den Tod der höheren Organismen (Heteroplastiden).

Für die Frage, auf die es hier in erster Linie ankommt, nämlich für die von mir angenommene „Unsterblichkeit“ der Einzelligen, ist dieser Punkt ganz gleichgiltig, da eben der „bekannte“ Tod jedenfalls nicht durch Konjugation oder Befruchtung beseitigt wird, sondern nur ein unbekannter, da somit der tiefgreifende Unterschied zwischen Einzelligen und Vielzelligen dennoch bestehen bliebe, möchte selbst Konjugation und Befruchtung wirklich ein Verjüngungsvorgang sein. Grade darauf aber kam es mir an, diesen Unterschied klar zu legen, und um ihn kurz und scharf zu formulieren, bezeichnete ich die Einzelligen als „unsterblich“.

Es bleibt zuletzt nun noch zu untersuchen, ob dieser Ausdruck dem Wesen der Sache entspricht.

Der Ausdruck „unsterblich“ kam in den Naturwissenschaften bisher nicht vor, weil man eben glaubte, dass Sterblichkeit das Los alles Lebendigen sei. So konnte denn auch der Sinn, den man mit dem Worte verband, — wie Möbius richtig bemerkt — nicht aus der Erfahrung stammen, er war ein „transzendenter Begriff“. Dennoch ließ er sich leicht definieren, er bedeutete einfach das Gegenteil von „sterblich“. In diesem Sinn schrieben die alten Hellenen ihren Göttern Unsterblichkeit zu; und zwar war dies körperlich gemeint, nicht bloß als eine Fortdauer der Seele nach dem Tode, wie bei „den Heiligen der Kirche und den Verstorbenen der Gläubigen“, deren Körper einbalsamiert oder getrocknet verehrt werden oder aber verwesen. Die griechischen Götter erfreuten sich bekanntlich eines Körpers und ewiger Jugend; sie konnten auch gar nicht sterben, wie Ares beweist, der nach Homer so schmerzhaft und tief verwundet wurde, dass er brüllte wie 10000 Krieger, — ohne doch zu sterben. Nun im Sinne der griechischen Götter sind die Protozoen freilich

nicht unsterblich, sie können sterben und sie sterben in unendlichen Massen, aber sie können auch — soweit wir sehen — unbegrenzte Zeiträume hindurch weiter leben unter stetig sich wiederholenden Abspaltungen ihres Körpers, und auf dieser Fähigkeit beruht das Fortbestehen ihrer Arten und die Entwicklung neuer Formen, beruht überhaupt die Entwicklung einer vielgestaltigen Organismenwelt. Fasst man also den Begriff der Unsterblichkeit ganz einfach als den Gegensatz zur Sterblichkeit, somit dem Wortlaut entsprechend als Nicht-Sterblichkeit, so besagt er, dass die betreffenden Bionten nicht sterben müssen, dass sie einen natürlichen Tod, einen Tod aus innern Ursachen nicht besitzen, und so verhält es sich ja bei den Einzelligen. Ich glaube daher, dass das Epitheton unsterblich in der That für dieselben vollkommen zutrifft und dass kein anderes Wort unseres Sprachschatzes auch nur annähernd im stande wäre, den Gegensatz zwischen ihnen und den Metazoen ebenso bezeichnend auszudrücken. Man könnte ja ein neues Wort dafür erfinden, wenn man „unsterblich" verwirft, jedenfalls aber sind die Einzelligen „nicht sterblich", oder wenn man die Individualitätsfrage ganz herauslassen will: der Körper der Einzelligen ist nicht sterblich. Auf die rein philosophische Frage, ob diese Unsterblichkeit gleich ewigem Leben ist, braucht man sich dabei gar nicht einzulassen; übrigens habe ich mich darüber früher schon kurz ausgesprochen[1]) und zwar in demselben Sinn, in welchem Möbius am Schlusse seiner Betrachtung sich äußert, indem er sich dabei irrtümlicherweise im Gegensatz zu mir zu befinden glaubt.

Die Resultate dieser Untersuchung lassen sich etwa in folgende Sätze kurz zusammenfassen:

1) Der Streit darüber, ob man recht thue, bei der Teilung der Einzelligen Mutter und Tochter als dasselbe Individuum zu bezeichnen oder als verschieden, ist ein bloßer Wortstreit, der nur insofern eine tiefere Bedeutung hat, als er zum Bewusstsein bringt, dass es bei den Einzelligen kein „Individuum" in dem Sinne gibt wie bei den höheren Organismen, dass überhaupt unsere Abstraktionen, wie „Generation", „Mutter", „Tochter" nicht ohne weiteres überall angewandt werden können, da sie eben künstliche Begriffe, nicht aber in der Natur vorhandene Dinge sind.

2) Der Gedanke eines „Alterns" der Einzelligen ist nicht haltbar, vielmehr besteht in physiologischer Beziehung ein tiefer Unterschied zwischen Einzelligen und Vielzelligen darin, dass nur die letzteren sich durch das Leben selbst aufreiben und zu einem natürlichen Tod treiben, während die ersteren durch den Stoffwechsel niemals derart verändert werden, dass das Leben dadurch unmöglich würde.

---

1) Dauer des Lebens S. 47 und 48.

Die Einzelligen haben keinen physiologischen Tod, ihre Körper sind unsterblich.

3) Konjugation bei den Einzelligen und der Befruchtungsprozess bei den Mehrzelligen sind analoge Vorgänge und sind nicht als „Verjüngungsvorgänge" im Sinne einer Vermeidung des physiologischen Todes aufzufassen; dieser letztere liegt vielmehr an einer ganz verschiedenen Stelle der Ontogenese und hat nichts mit diesen Vorgängen zu thun.

4) Der Körper der Einzelligen entspricht den Keimzellen der Metazoen, und die geschlechtliche Fortpflanzung dieser letzteren lässt sich unter gewissen Einschränkungen als ein Generationswechsel auffassen zwischen je einer Generation von Einzelligen (den Keimzellen) und einer Generation von Metazoenindividuen, welche ihrerseits auf ungeschlechtlichem Wege wieder die Generation von Einzelligen hervorbringt. Genauer aber entspricht dem Thatbestand die Vorstellung, dass hier eine unendliche Kette von Einzelligen vorliegt, die Keimzellen, von denen jede Generation ein ungeschlechtliches Metazoenindividuum von sich abspaltet oder als Knospe hervorsprossen lässt. Jedenfalls läuft hier neben der unendlichen Kette einzelliger Generationen eine entsprechende Anzahl Individuen höherer Ordnung (vielzellige Individuen) einher, welche nicht, wie die Einzelligen, unmittelbar auseinander hervorgehen, sondern nur durch Vermittlung der Einzelligen. Diese Individuen höherer Ordnung allein haben ein physiologisches Ende, einen natürlichen Tod, die einzelligen Generationen (die Keimzellen) sind potentia ebenso unsterblich wie die Protozoen oder sonstige selbständige einzellige Organismen, denn sie gehen niemals in ihrer Knospe, dem Metazoon auf, sondern spalten sie nur von sich ab, um dann im Innern derselben unter ihrem Schutz und ihrer Ernährung weiter zu leben.

Nachschrift.

Als der vorstehende Aufsatz bereits druckfertig war, erhielt ich einen kurzen Artikel von C. S. Minot, betitelt: „Death and Individuality" [1]), in welchem meine Ansicht über die Frage des Todes, wie sie in den oben zitierten Schriften niedergelegt ist, besprochen, und mir nachgewiesen wird, dass ich nichts von der Sache verstehe („he misses the real problem" — „his whole fabric is illusory" etc.). Ich habe es vielleicht nicht zu bedauern, dass ich auf den betreffenden Artikel nicht mehr genauer eingehen kann; ohnehin finden fast alle die Einwürfe, welche mir darin gemacht werden, in vorstehendem Aufsatz ihre Erledigung. Jedenfalls wird der Autor ersehen, dass auch mir der bloß relative Wert unsrer Abstraktionen, in specie der des Wortes „Individuum" nicht unbekannt ist. Was die eignen

1) „Science" Vol. IV, Nr. 90.

Aufstellungen des Herrn Verfassers angeht, so darf man wohl ihre angekündigte ausführliche und hoffentlich auch bessere Begründung erst abwarten. — Ebenfalls erst nach Abschluss dieses Aufsatzes kam ich zur Kenntnis des neuesten Werkes von Strasburger[1]), auf dessen bedeutenden Inhalt ich um so lieber bezug genommen hätte, als ich in verschiedenen und wichtigen Punkten mit ihm übereinstimme.

---

1) „Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen, als Grundlage für eine Theorie der Zeugung". Jena, 1884.

Druck von Junge & Sohn in Erlangen.

13

Separat-Abdruck

aus den

Berichten der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B.

Band IV. Heft 1.

Verlag von J. C. B. Mohr (Paul Siebeck) in Freiburg i. B.

Ueber partielle Befruchtung.

Von

A. Weismann und C. Ischikawa.

Bei Gelegenheit der Untersuchungen, welche wir über die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern anstellten, machten wir auch die folgenden Beobachtungen, welche wohl von erheblichem Interesse für die Theorie der geschlechtlichen Fortpflanzung sein dürften.

Da es uns darauf ankam, zu zeigen, dass parthenogenetische Eier nur einen Richtungskörper bilden, befruchtungsbedürftige aber deren zwei, so suchten wir vor Allem auch nach solchen Fällen, wo bei ein und derselben Art beiderlei Eiarten vorkommen.

So kamen wir dazu, auch die Dauereier von Moina-Arten zu untersuchen, und dabei fanden wir nun zu unserem Erstaunen, dass in Eiern, die bereits eine derbe Dotterhaut besassen und in denen bereits 4 Furchungszellen vorhanden waren, sich dennoch noch eine Spermazelle aufhielt.

Wir dachten zuerst an eine überzählig eingedrungene Samenzelle, allein es zeigte sich bald, dass alle Eier desselben Stadiums diese Samenzelle enthielten und dass es immer nur eine war. Weitere Untersuchung zeigte nun, dass man es hier mit einer partiellen Befruchtung zu thun hat. Nicht die gesammte, ganze Eizelle vereinigt sich mit der Spermazelle, sondern nur eine der vier ersten Furchungszellen. So wenigstens bei Moina paradoxa. Bei Moina rectirostris muss die Befruchtung noch etwas später eintreten, da wir hier Eier gesehen haben, bei welchen die vier ersten Furchungszellen schon wieder zur Theilung sich anschickten und dennoch die Samenzelle noch nicht mit einer derselben in Verbindung getreten war.

Bei Moina paradoxa verhält sich der Vorgang folgendermassen: Unmittelbar nach dem Austritt des Eies in den Brutraum ist das Ei eine hüllenlose, wurstförmige Masse. In diesem Stadium dringt eine Samenzelle in der Nähe des vegetativen Pols in das Ei ein, und nun bildet sich die Dotterhaut und verhütet das Eindringen einer zweiten. Das Keimbläschen wandelt sich zugleich, an der Oberfläche liegend, zur ersten Richtungsspindel um, das erste und bald darauf das zweite Richtungskörperchen schnürt sich ab, und der Eikern wandert von Protoplasmakörper umhüllt in den Mittelpunkt des jetzt eiförmig zusammengezogenen Eies. Nun erfolgt die erste Furchung des Eies, die aber nur in einer Theilung diese ersten — wie wir sie nennen wollen — *sekundären* Eizelle im Centrum des Eies besteht, und die beiden ersten Furchungszellen rücken auseinander und liegen wie immer in der Längsachse des Eies, die eine dem animalen Pol genähert, der durch die Richtungskörper kenntlich ist, die andere dem vegetativen. *In der Nähe der Letzteren liegt stets die Spermazelle*, ohne aber schon mit ihr in Verbindung zu treten.

Nun erfolgt eine abermalige Theilung der Furchungszellen und zwar jetzt verbunden mit Auseinanderrücken der Tochterzellen in der Querrichtung. Es sind jetzt 4 sternförmige Furchungszellen vorhanden, die in fast gleichen Abständen von einander im Dotter liegend ein Rechteck zusammen bilden. Neben einer der beiden hintern Zellen liegt die Spermazelle und nun fängt dieselbe an sich amöboid zu bewegen, der Furchungszelle sich zu nähern, es bildet sich eine breite kurze Brücke von Protoplasma und die beiden Zellen beginnen mit einander zu verschmelzen. *Es erfolgt nun die Copulation und in dem sich daran anschliessenden Stadium von 8 Furchungszellen ist keine Samenzelle mehr im Ei zu sehen.*

Die Vereinigung der Samenzelle mit Zell- und Kernbestandtheilen des Eies findet also erst statt, *nachdem* die Embryonalentwicklung bereits bis zum 4-Zellenstadium vorgeschritten ist. Es wäre natürlich von grossem Interesse zu wissen, was aus der allein sich copulirenden Furchungszelle später wird, welche Theile des Embryos aus ihr hervorgehen. Die Vermuthung liegt nahe, es möchte hier nur diejenige Partie des Eies befruchtet werden, aus welcher später die Keimzellen des jungen Thieres werden. Nicht unbeträchtliche Wahrscheinlichkeit gewinnt diese Vermuthung dadurch, dass es eine der beiden am vegetativen Pol gelegenen

Furchungszellen ist, die sich copulirt, aus denen ja auch bei den Sommereiern von Moina nach Grobben's schöner Entdeckung die Keimzellen des Embryo hervorgehen. Wir hoffen darüber später Genaueres sagen zu können. Bis jetzt wollen wir nur noch hinzufügen, dass wir noch andere Daphniden auf diese Vorgänge zu prüfen begonnen haben und dass wir zunächst auch für Sida crystallina Aehnliches feststellen konnten. Doch erfolgt hier die Copulation schon im Zweizellen-Stadium der Furchung.

Freiburg i. B., 12. December 1887 [1]).

Nachschrift. Bei der Fortsetzung obiger Untersuchungen hat sich noch ein Fall herausgestellt, in welchem die Befruchtung erst im Stadium von 8 Furchungszellen eintritt. Dies geschieht nämlich bei Daphnia pulex. Weitere Mittheilungen über die partielle Befruchtung, sowie theoretische Verwerthung der betreffenden Thatsachen behalten wir uns für eine spätere Gelegenheit vor.

21. Mai 1888.

---

[1]) Das Manuscript der obigen Mittheilung wurde am 12. December 1887 eingereicht. Die Redactionscommission.

Separat-Abdruck
aus den
BERICHTEN DER NATURFORSCHENDEN GESELLSCHAFT ZU FREIBURG I. B.
BAND IV. HEFT 2.

Nachtrag
zu der Notiz über „partielle Befruchtung".

Von

Weismann und Ischikawa.

Seitdem wir in kurzer Zusammenfassung die Beobachtungen mittheilten, welche wir als eine partielle Befruchtung deuteten, haben wir unsre Untersuchungen fortgesetzt und sind zu der Erkenntniss gekommen, dass wir trotz vollkommener Genauigkeit unsrer Beobachtungen uns dennoch in der Deutung der Erscheinungen geirrt haben. Die Copulation mit einer der acht ersten Furchungszellen findet zwar in der That regelmässig statt, aber die copulirende Zelle ist nicht die Samenzelle, sondern der erste Furchungskern wird hier, wie überall bei befruchtungsbedürftigen Eiern durch die Verbindung des Eikerns mit dem Spermakern gebildet, und die von uns in einem späteren Stadium beobachtete Verschmelzung zweier Zellen ist etwas zu der gewöhnlichen Befruchtung noch Hinzukommendes. Dass dem so ist liess sich völlig sicherstellen; wir fanden sowohl den eben in's Ei eingedrungenen Spermakern, als auch die bald darauf stattfindende Copulation dieses Kerns mit der Eizelle an denselben Eiern, in welchen wir auch die bisher von uns für die Samenzelle gehaltene Zelle nachweisen konnten.

Dass wir diese Letztere irrthümlicherweise für die Samenzelle nahmen, wird man uns kaum zum Vorwurf anrechnen wollen, wenn man bedenkt, dass wir sie ausnahmslos in jedem Ei vorfanden, welches frisch in den Brutraum eingetreten war, dass unmittelbar darauf sich die Dotterhaut bildete und dass andrerseits eine Ver-

schmelzung dieser Zelle mit einer der am vegetativen Pol gelegenen acht ersten Furchungszellen ebenfalls an allen Eiern nachzuweisen war, welche wir von diesem Stadium besassen, und zwar bei 5 Arten, bei 2 Moina-Arten, 2 Daphnia-Arten und bei Polyphemus. Wohl hatten wir uns entgegengehalten, dass die Gestalt und Grösse dieser vermeintlichen Samenzelle nicht mit derjenigen der Spermazellen des Hodens der betreffenden Arten übereinstimme, dass sie vielmehr bei allen Arten nahezu dieselbe Gestalt und Grösse habe, allein alle Samenzellen verändern sich, sobald sie ins Ei eingedrungen sind, und es ist schon früher von FOL und HERTWIG und noch neuerdings wieder von BOVERI auf das starke Wachsthum des Spermakerns im Ei hingewiesen worden. Dazu kam noch, dass bei einer der untersuchten Arten, bei Polyphemus, die Samenzelle in der That eine ungewöhnliche Grösse besitzt, wie auch bei Bythotrephes, und dass bei dieser letzteren Art wir das Eindringen der mächtigen amöboiden Samenzellen ins Ei auf unsern Schnitten gewissermassen Schritt für Schritt verfolgen und die Uebereinstimmung in wesentlichen Punkten mit jener vermeintlichen Samenzelle in den Eiern der andern Arten wahrnehmen konnten. Was sollte denn auch diese Zelle im Ei anders sein, wenn sie nicht die Samenzelle war? Eine Zelle, welche nie fehlte und welche andrerseits ohne Ausnahme sich stets nur in der Einzahl vorfand, so dass jeder Gedanke an einen parasitären Organismus ausgeschlossen war, eine Zelle, neben welcher sich stets noch die beiden Richtungszellen vorfanden, so dass auch jede Verwechslung mit diesen unmöglich war? Hatte doch bisher noch nie Jemand eine andere Zelle im befruchteten Ei gesehen als die Samenzelle.

In der That würden wir unsern Irrthum auch kaum so bald erkannt haben, hätten wir uns nicht erinnert, dass der Eine von uns schon vor Jahren gefunden hatte, dass unbefruchtete Dauereier der Daphniden sich nicht entwickeln, sondern zerfallen[1]), und hätten wir uns nicht daraufhin die Frage vorgelegt, wie weit denn wohl die Embryonalbildung in solchen unbesamten Eiern fortschreite, ehe der Zerfall beginnt. Da — wie wir glauben mussten — die Samenzelle in den besamten Eiern erst im Stadium von 8 Furchungszellen zur Copulation schreitet, so liess sich erwarten, dass auch in un-

[1]) WEISMANN „Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden", IV. „über den Einfluss der Begattung auf die Erzeugung von Wintereiern" Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXVIII, 1877, p. 198 u. f.

besamten Eiern die Furchung bis zu diesem Stadium ihren Fortgang nehmen werde, und dass dann erst der Zerfall des Eies eintrete. Hätten wir es anders gefunden, wären in unbesamten Eiern schon die ersten Theilungen ausgeblieben, so hätte dies etwa auf einen unsichtbaren Einfluss der im besamten Ei anwesenden, wenn auch noch in Ruhezustand befindlichen Samenzelle gedeutet werden müssen.

Eine Entscheidung über diesen Punkt war möglich, denn obgleich die meisten Daphniden ihre Eier gar nicht ablegen, wenn die Begattung zur Zeit der Eierreife ausbleibt, so war uns doch eine Art bekannt, bei welcher diese Ablage vor sich geht: Moina paradoxa. Wir isolirten also Weibchen dieser Art, welche reife Eier im Ovarium trugen und liessen sie ihre Eier in den Brutraum ablegen. Wie gross war aber unser Erstaunen, als wir diese Eier, die kurze Zeit nachher getödtet wurden, bereits in beginnendem Zerfall begriffen und in jedem derselben die von uns für die Samenzelle gehaltenen Zelle vorfanden! Zuerst dachten wir an die Möglichkeit einer schon vor der Isolirung stattgefundenen Begattung und Zurückhaltung der unwirksam gewordenen Samenzellen im Brutraum — allein Schnitte, die wir nun durch nahezu reife Ovarialeier legten, zeigten uns, dass bereits in diesen die vermeintliche Samenzelle enthalten sei. Es war somit nachgewiesen, dass diese mit einer der 8 ersten Furchungszellen verschmelzende Zelle — wir nennen sie einstweilen die Copulationszelle — keine gewöhnliche Samenzelle sein kann, dass vielmehr ausser ihr noch eine wirkliche vom Männchen stammende Samenzelle durch die Begattung ins Ei gelange, die uns bisher entgangen sein musste. In der That fand sich diese denn auch nach wiederholter Durchsuchung neuer und alter Schnittserien als ein ausserordentlich kleiner, in der Dottermasse schwer zu erkennender Kern, der mit deutlich nachweisbarer Bahn in dem Dotter vorwärts dringt und sich in der gewöhnlichen Weise mit dem Eikern verbindet.

Sonach ist die Befruchtung dieser Eier, insofern keine aussergewöhnliche, als die normale Copulation der Geschlechtskerne auch hier statt hat, es findet aber ausser dieser normalen Copulation von Sperma und Eikern noch eine zweite Zellkörper- und Kern-Verschmelzung statt zwischen jener räthselhaften, schon im Ovarialei auftretenden Copulationszelle und einer der am vegetativen Pol liegenden 8 ersten Furchungszellen.

Was dieser Vorgang bedeutet, wird man erst dann anfangen dürfen, zu vermuthen, wenn man mindestens über die Herkunft der „Copulationszelle“ im Klaren ist. Bis jetzt kennen wir diese noch nicht mit Bestimmtheit, wenn wir auch Anzeichen besitzen, welche auf ihre Abstammung vom Keimbläschen des Eies hindeuten.

Wir werden unsere Untersuchungen fortsetzen und hoffen, in nicht zu langer Zeit Weiteres darüber mittheilen zu können.

Freiburg i. B., 12. Juli 1888.

NON-CIRCULATING BOOK

BIOLOGY
LIBRARY

QL3
S5
v.8

686411

BIOLOGY
LIBRARY
G

UNIVERSITY OF CALIFORNIA LIBRARY

Digitized by Google

Digitized by Google